

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 66

11

НОЯБРЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1981

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Мияев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармasto, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова
Корректоры А. А. Гинзбург, С. В. Добрянская и С. И. Семиглазова

Сдано в набор 7.08.81. Подписано к печати 23.10.81. М-20206. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9¹/₂+3 вкл. (9/16 печ. л.)=
=13,82 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14,89. Тир. 2618. Тип. зак. 636.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 576.312.32/38

С. А. Дыренков

ТАЙГА АЛЯСКИ И ЕЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

S. A. DYRENKOV. THE TAIGA OF ALASKA AND ITS INVESTIGATION

Несмотря на отсутствие среди главных лесообразующих пород евроазиатской и североамериканской тайги общих видов, структура и динамика таежной растительности повсюду имеет много общего. Решение некоторых задач, связанных с изучением основных свойств таежных экосистем и практикой лесовосстановления, требует международного научного сотрудничества.

Зона тайги занимает 56% территории крупнейшего из пятидесяти штатов США — Аляски, сюда входят леса и болота. Остальная территория — это альпийские тундры, голые скалы, вечные снега и льды.

Экологическая обстановка на Аляске определяется климатом и современной динамикой рельефа: гляциальными процессами на трех больших горных хребтах в сочетании с процессами переноса и аккумуляции материала в межгорных равнинах. Формирующиеся в этих условиях природные экосистемы отличаются, особенно в начальные фазы развития, неустойчивым балансом всех видов вещества и энергии. Они находятся, кроме того, под постоянным воздействием огня, так называемых диких пожаров (Bagney, 1971), оказывающих решающее влияние на динамику растительного покрова. Пожары следует рассматривать как постоянный фактор эволюции. К ним с доисторических времен вынуждены приспосабливаться фауна и флора региона; многие адаптивные признаки формировались под влиянием пожаров.

Климатические условия характеризуются средними годовыми температурами от -10 на хребте Брукса до $+2^{\circ}\text{C}$ на Алеутских островах. Годовое количество осадков (в этих же крайних районах) — от 178 до 760 мм, число безморозных дней — от 50 до 130, световой день в июне — от 20 до 24, в декабре — от 0 до 4 ч. Сплошная или прерывистая вечная мерзлота встречается на 96% площади (Helmerts, Cushwa, 1973).

Что касается заселения и хозяйственного освоения территории, то на Аляске до сих пор имеются огромные пространства «не испорченных цивилизацией» земель.

До конца XIX в. здесь были развиты только пушной промысел, рыболовство, добыча золота. Даже в 1970 г. на ее колоссальной территории (152 млн. га) проживало всего 302.8 тыс. жителей. Однако в последние годы быстро осваиваются природные ресурсы, например растет добыча нефти и газа, строится трубопровод длиной 1290 км. Используются рекреационные ресурсы бывшего «штата-заповедника». За последние 30 лет семикратно увеличилось посещение Аляски туристами (при двукратном увеличении населения США).

Среди чисто таежных природных ресурсов Аляски обычно называются древесные, водные, а также дикие животные и рекреационные. Кратко охарактеризуем первые два. Площадь в 43 млн. га отнесена к «лесным землям». Это 15% от площади «покрытой деревьями» территории США. Леса, имеющие коммерческую ценность, занимают 9.1 млн. га (с запасом

404 млн. м³), они способны давать ежегодно около 10 млн. м³ древесной продукции (Hutchinson, 1967). Запас пресной воды во внутренних водоемах составляет 617 миллиардов м³ — примерно 1/5 водного запаса США.

Вполне естественно, что проблемы освоения тайги, возникающие на Аляске, могут заинтересовать советских специалистов. Попытаемся сделать краткий обзор публикаций коллег — ботаников и лесоводов, работающих на Аляске.

Изучение лесной растительности Аляски было начато дендрологом G. B. Sudworth в 1886 г. В 1897—1898 гг. появились его первые публикации, а в 1908 — сводка «Forest trees of the Pacific slope» (цит. по: Viereck, Little, 1975). Первая инвентаризация лесов в прибрежных районах Тихого океана проводилась в 1892—1902 гг. Начало настоящего организованного лесного хозяйства (Tongass National Forest and Chugach National Forest) здесь датируется 1907 г. Регулярные лесные ботанические исследования стали проводиться с 40-х годов Университетом Аляски, а лесоводственные с 1957 г. — Лесной службой Министерства сельского хозяйства США.

Два события дали сильные стимулы развитию новых исследований тайги и тундры Аляски: присвоение ей прав штата (1958 г.) и принятие федерального закона США об охране окружающей среды (1969 г.). С 1971 г. Институт северного лесоводства, являющийся отделом Тихоокеанской Северо-Западной лесной опытной станции в Портленде (штат Орегон), осуществляет большую комплексную программу исследований тайги и тундры. Институт кооперируется с Университетом штата Аляска (отделы естественных ресурсов, рыбы и дичи, сельскохозяйственная экспериментальная станция), с федеральными правительственными учреждениями США (Лесная служба, Геологическое управление Министерства промышленности, Корпус инженеров армии США и др., — всего 9 учреждений). Он поддерживает тесные связи с канадскими и скандинавскими коллегами. Значительные успехи в изучении лесной растительности и лесных экосистем Аляски были достигнуты в 60—70-е годы. Успешно завершена инвентаризация дендрофлоры. Наряду с общей «Flora of Alaska» (Hultén, 1968) опубликованы монография «Alaska trees and shrubs» и соответствующий атлас (Viereck, Little, 1972, 1975). Монография содержит определитель и описания 128 видов арборифлоры. Для каждого вида приводятся полная морфологическая характеристика, сведения о распространении и экологии, дается рисунок генеративного побега и схематическая карта ареала.

Атлас содержит сведения о 82 видах древесных растений, в нем даны карты ареалов (М. 1 : 10 000 000), а кроме того, 23 общие карты, всесторонне характеризующие природные условия: климат, ландшафты, растительность и др. Также приведены сведения о пожароопасных сезонах, о времени начала лесовосстановительных работ.

Основных лесообразующих пород в зоне тайги на Аляске¹ пять: ель белая *Picea glauca* (Moench) Voss, ель черная *P. mariana* (Mill.) Britt., Sterns et Pogg., береза бумажная *Betula papyrifera* Marsh., осина американская *Populus tremuloides* Michx. и тополь бальзамический *P. balsamifera* L.

Среди основных лесообразующих пород Аляски и бореальной области Евразии нет общих видов. Считают (Wolfe, Leopold, 1967), что с позднего миоцена лесные комплексы Северо-Востока Азии и Северо-Запада Америки развивались независимо друг от друга будучи в основном изолированными. Но из работ советских ученых известно, что в травяно-кустарничковом и кустарниковом ярусах лесных растительных сообществ этих регионов имеется довольно много общих видов и вся структура сообщ-

¹ Здесь и далее речь будет идти о таежных внутренних областях Аляски. На тихоокеанском побережье в зоне приморских лесов господствуют темнохвойные полидоминантные леса с участием *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., *Tsuga heterophylla* (Rafin.) Sarg., *T. mertensiana* (Bong.) Carr. и других видов.

ществ, особенно темнохвойных лесов, вполне аналогична (Толмачев, 1954; Юрцев, 1974; Андреев, 1978).

Пока нет сводки по древесной растительности на Аляске, аналогичной вышеуказанной флористической. Имеется карта «типов растительности» (М. 1 : 5 000 000), содержащая восемь подразделений. Типы растительности выделены с учетом международной классификации («International Classification. . .», 1973).

Американские коллеги большее значение придают, по-видимому, не классификации растительных сообществ как таковых, а описанию растительности при классификации лесных экосистем (типов леса). В самом общем виде классификация таежных «типов леса», в том числе зарослей крупных кустарников, выглядит следующим образом (Neiland, Viereck, 1977).

I. Пойменные елово-лиственные (spruce-hardwood) леса:

- A. Листопадные аллювиальные кустарниковые заросли (III.B.3c). Ивово-ольховые заросли.
- B. Листопадные аллювиальные леса (I.B.3d). Леса с господством тополя бальзамического и типы леса, производные от тополельников.
- C. Вечнозеленые леса с деревьями, имеющими цилиндрическую форму кроны (I.A.10d). Ель белая/шиповник (*Rosa acicularis* Lindl.)/зеленые, или по-английски «перистые» (feathermoss), мхи: *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. eur., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitten; *Rhytidiadelphus triquetrus* (L.) Warnst. и др.
- D. Вечнозеленые леса с деревьями, имеющими цилиндрическую форму кроны (I.A.10d). Ель белая/ель черная/зеленые мхи.

II. Долинные елово-лиственные леса:

- A. Вечнозеленые хвойные леса с узкими цилиндрическо-коническими кронами деревьев (II.A.2c). Редколесья ели черной/*Sphagnum* sp. sp./*Cladonia* sp. sp.
- B. Вечнозеленые леса с цилиндрическими кронами деревьев (I.A.10d). Ель черная/зеленые мхи.

III. Равнинные кустарничково-моховые болота:

- A. Переходные болота (IV.E.2) — *Sphagnum* sp. sp., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex* sp. sp.

IV. Нагорные елово-лиственные леса:

- A. Листопадные леса (I.B.3в) и редколесья (I.B.3а).
 - 1. Березовые типы. 2. Осиновые типы.
- B. Вечнозеленые леса с цилиндрическими кронами деревьев (I.A.10d) и редколесья (II.B.3а).
 - 1. Сосновые типы (*Pinus contorta* Dougl.). 2. Еловые типы (*Picea glauca*). 3. Еловые типы (*Picea mariana*), включая окраины болот — IV.E.2а.
- C. Смешанные листопадно-хвойные леса (I.B.2в) с *Larix laricina* (Du Roi) C. Koch.

V. Нагорные заросли крупных кустарников (III.B.3в) — *Alnus crispa* (Ait.) Pursh, *Salix* sp. sp., *Betula glandulosa* Michx.

Все типы леса подробно исследованы в отношении связи растительности с местообитаниями, взаимного расположения и отчасти изучена их динамика.

Сукцессии растительности рассматриваются американскими авторами, как правило, с учетом действия локальных экологических факторов (см. схему). Выделяется влияние на формирование растительного покрова температурного режима почвы (Viereck, 1970а, в), пожаров различного типа (Barney, 1969, 1971), анализируется совместное влияние паводков, пожаров и вечной мерзлоты (Viereck, 1973а, в), изучается накопление азота самими растениями-азотофиксаторами в экосистемах ольшатников (Van Cleave et al., 1971) и др.

Особое внимание в последние два десятилетия было уделено изучению основных лесообразующих пород, их возобновлению и продуктивности.

В своем большинстве это лесоводственно-таксационные исследования, в которых устанавливаются хозяйственные показатели продуктивности насаждений, так называемые *site-index*² (см.: Gregory, Naack, 1965; Farr, 1967, и др.), или обобщаются условия естественного возобновления (Zasada, 1971a; см. таблицу).

Исследователи таежных лесов Аляски и Канады на симпозиуме в Фэрбенксе в совместном докладе (Zasada et al., 1977) привели сводку лесоводственных и экологических данных по основным лесообразующим породам. Приводимые цифровые данные интересны и имеют во многих случаях характер лесоводственных нормативов. Но они явно выигрывают при сопоставлении с подобными данными, полученными в таежных лесах Старого Света. Здесь подтверждается общая для таежного биома закономерность, заключающаяся в том, что в высоких широтах доступность растениям питательных веществ, содержащихся в почвах, более всего связана с температурой почвы. Огромное влияние на питание и продуктивность растений оказывает лесная подстилка, в которой (например, под пологом древостоев ели черной) содержится более 50% общего запаса питательных веществ всей лесной экосистемы.

Как и в евроазиатской тайге, на Аляске выявлена относительно высокая по сравнению с древесным ярусом биологическая продуктивность мохово-лишайникового яруса лесных сообществ на «холодных местообитаниях» с медленными темпами циркуляции основных элементов питания в малом биологическом круговороте веществ.

В результате исследований, выполненных по Международной Биологической Программе в 70-е годы, получены первые данные по общей биомассе и продуктивности древесного яруса таежных фитоценозов, например с господством ели черной (Van Cleve, Barney, 1973).

Исследования, проведенные на Аляске (как и в Канаде), дали много новых сведений об экологии пожаров, в том числе не известные ранее о влиянии огня на формирование растительного покрова и нарушение балансов в экосистемах с «хрупкой экологией» (*fragile ecology*) (см.: Viereck, Schandelmeier, 1980). Результаты североамериканских исследований таежных пожаров имеют мировое значение. Вместе с тем на Аляске еще мало изучено влияние на таежные экосистемы практики рубок, в частности влияние выноса элементов питания с «урожаем» на плодородие лесных почв, способность разных типов местообитаний удерживать свой потенциальный уровень продуктивности при последующих ротациях.

Лесоводы Аляски считают, что необходимо установить нормы оптимальной густоты (полноты) древостоев разных пород при различных целях хозяйства. Наиболее ценной породой при коммерческом (для получения древесины) лесовыращивании здесь признана ель белая. Она всесторонне исследована: не только в отношении продуктивности, репродукционной способности и закономерностей роста (Gregory, Naack, 1965; Farr, 1967; Zasada, Gregory, 1969; Zasada, Viereck, 1970; Zasada, 1971a, и др.), но и устойчивости к неблагоприятным абиотическим факторам внешней среды, животным и растениям — вредителям (Zasada, 1971b; Beckwith, 1972, и др.). Однако проблема восстановления древостоев этой породы имеет два аспекта, требующих дополнительных исследований и учета чужого опыта.

На равнинных местообитаниях в древостоях средней продуктивности (тип леса I.A.10d) успех возобновления ели белой обеспечивается удалением мохового покрова (скарификация), если, конечно, имеются источники семян. Здесь при детальной разработке способов рубки требуется заимствование опыта евроазиатских таежных лесоводов и испытание опыта по содействию естественному возобновлению (например, ели европейской и

² *Site-index* — показатель продуктивности местообитания, аналогичный классу бонитета. Это средняя высота (в м) не задержанных в росте древостоев, утенная в их различном возрасте.

Условия семенопения, семенного и вегетативного возобновления пяти основных древесных видов-лесообразователей на Алиске
(по: Zasada, 1971a: 240—244)

Показатель	<i>Picea glauca</i>	<i>Picea mariana</i>	<i>Betula papyrifera</i>	<i>Populus tremuloides</i>	<i>Populus balsamifera</i>	Ряды видов по разным показателям
Возраст, в котором деревья начинают плодоносить в естественных условиях первый обильный урожай семян	Около 40 лет	24 года	15 лет	20 лет	Нет данных	От раннего срока — к позднему: береза > осина ≥ тополь > ель черная > ель белая
период оптимального пло- дошения	40—170 и более лет	24—194 и более лет	45—100 лет	50—70 лет	»	Более длительный — более короткий: ель черная ≥ ель белая > береза ≥ осина ≥ тополь
сроки созревания семян	Конец первой — вторая декада августа	Начало сентября	Иногда в начале июля, но обычно в августе — сентябре	Июнь	Май — июнь	От раннего — к позднему: тополь > осина > береза > ель белая > ель черная
Выпадение семян начало	Середина августа — начало сентября	Сентябрь	Июль — сентябрь	Июнь	Начало июня	Ранее → позднее: тополь > осина > береза ≥ ель белая > ель черная
продолжительность	75—90% семян выпадает до декабря	Весь год	90% — к декабрю	Июнь — июль	Июнь	Дольше → короче: ель черная > ель белая ≥ береза > осина ≥ тополь
Число семян, выпадающих (в млн. шт.) на 1 га	0—40.0	0.7—5.0	5.0—750.0	более 500	Нет данных	Больше → меньше: осина ≥ тополь ≥ береза > ель белая > ель черная
Доля полноценных семян от общего урожая, в %	6—70 (в среднем 45)	7—86 (в среднем 47)	1—42 (в среднем 17)	Иногда очень высокая (до 98%), но жизнеспособность в естест-	Нет сведений	Береза ≥ осина ≥ тополь > ель белая > ель черная

Дистанция разлета, м	45—60 (две соты дерева)	2—3 высоты дерева	По крайней мере 2—3 высоты	венных условиях сохраняются недолго » На большие расстояния 4—5 лет Дальше → ближе: осина ≥ тополь > береза ≥ ель белая > ель черная Чаще → реже: осина ≥ тополь ≥ береза ≥ ель черная > ель белая
Периодичность максимальных урожаев семян	10—12 лет	Каждые 4—6 лет	2—4 года	Большое количество каждый год

сибирской). Предстоит установить границы применения естественного возобновления и лесных культур с учетом типов леса.

На местообитаниях в речных долинах ель плохо возобновляется естественным путем. Требуются основательные исследования и использование зарубежного опыта для разработки способов лесных культур.

Я считаю, что советские лесоводы должны принять во внимание указание В. Н. Андреева (1978 : 117) о перспективах широкой интродукции ели черной в СССР: «Часть местообитаний, соответствующих экологии черной ели, на Северо-Востоке СССР занята даурской лиственницей, но бóльшая часть остается, по-видимому, безлесной, занятой болотными кустарниковыми группировками».

Перечислю также интересные для геоботаников основные направления исследований, намеченные к осуществлению на Аляске (по: Helmers, Cushwa, 1973):

1. Определение условий и тенденций сукцессий наиболее представленных типов растительности (сообществ с господством ели белой, березы бумажной, осины американской); изучение особенностей смены растительности после пожаров, подсек, рубок с применением различных методов лесосечных работ и в связи с рекреационным использованием лесов.

2. Создание классификации местообитаний (habitat classification system) с учетом взаимосвязей воздух—почва—вода—растения—животные и внешних воздействий отдельно для естественных и преобразованных хозяйственным воздействием лесных экосистем.

3. Изучение условий роста ели белой, осины американской, березы бумажной, ели черной и тополя бальзамического, а также корреляций этих условий с температурным и водным режимами, почвенным питанием.

4. Определение продуктивности диких животных в таежных экосистемах и установление уровня возможного использования продукции зооценозов; разработка методов классификации лесных местообитаний по продуктивности зооценозов или по показателям емкости стадий диких животных.

5. Выделение стадий сукцессий, отражающих наиболее важные для существования диких животных изменения таежных экосистем; установление последствий таких изменений.

6. Построение имитационных моделей для прогнозирования эффекта хозяйственных мероприятий: изменения показателей продуктивности и общей биомассы, потоков энергии, нарушения состава сообществ и круговорота элементов питания в экосистемах.

Уже складывается определенная практика международного сотрудничества ботаников и лесоводов. В апреле 1979 г. декан Школы сельского хозяйства и использования земельных ресурсов, директор сельскохозяйственной экспериментальной станции Университета Аляски профессор J. V. Drew³ обратился ко всем ученым-лесоводам, работающим на Севере, с предложением участвовать в работе создаваемого по его инициативе Международного комитета лесных земель в северных широтах (International Committee on Forest Lands of Northern Latitudes), а 13—15 XI 1979 г. в Фэрбенксе состоялся первый Международный рабочий симпозиум «Лесовосстановление в высоких широтах». В специальном меморандуме («Memorandum . . .», 1979), разосланном участникам и заинтересованным лицам, подведены итоги симпозиума и намечены очередные мероприятия. Отмечается, что в Фэрбенксе основная дискуссия проводилась по проблеме восстановления ели белой на Аляске и в Канаде. Но вместе с тем обсуждались сходные проблемы, касающиеся ели европейской и других видов, произрастающих в циркумбореальной области. Для более тесных международных контактов создано 7 региональных групп, в том числе 3 европейские: шведская (руководитель J. Remröd), финская (K. Pitkisto),

³ Prof. Dr. James V. Drew, School of Agriculture and Land Resources Management and Agricultural Experiment Station, University of Alaska, Fairbanks.

норвежская (Р. Браатхе). Уже прошли рабочие совещания в Швеции (в августе 1980 г. под эгидой IUFRO) и в Канаде (в 1981 г.). Представляется, что было бы эффективным участие в подобных мероприятиях и советских специалистов.

ЛИТЕРАТУРА

- А н д р е е в В. Н. (1978). Ботанические наблюдения на Аляске. Бот. ж., 63, 1. — Т о л м а ч е в А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ю р д е в Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., Наука. — B a r n e y R. J. (1969). Interior Alaska wildfires 1956—1965. USDA Forest Serv. Pac. NWFor. and Range Expt. Station. Inst. N. For. Juneau, Ak. — B a r n e y R. J. (1971). Wildfires in Alaska — some historical and projected effects and aspects. In: Fire in the Northern Environment. Symposium. College (Fairbanks). Alaska, April 13—14 1971. — B e c k w i t h R. C. (1972). Key to adult bark beetles commonly associated with white spruce stands in Interior Alaska. USDA Forest Serv. Res. Note, PNW, 189. — G r e g o r y R. A., H a a c k P. M. (1965). Growth and yield of well-stocked aspen and birch stands in Alaska. USDA Forest Serv. Res. Note, Pap. NOR, 2. — H e l m e r s A. E., C u s h w a Ch. T. (1973). Research opportunities and needs in the taiga of Alaska. USDA Forest Serv. General Technical Report PNW, 2. — H u l t é n E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories; a manual of the vascular plants. Stanford, Univ. Press, California. — H u t c h i n s o n O. K. (1967). Alaska's forest resource. USDA Forest Serv. Res. Bul. PNW, 19. — F a r r W. A. (1967). Growth and yield of well-stocked white spruce stands in Alaska. USDA Forest Serv. Res. Pap. PNW, 53. — I n t e r n a t i o n a l C l a s s i f i c a t i o n and Mapping of vegetation. (1973). UNESCO, Paris. — M e m o r a n d u m to participant in the International Workshop on forest regeneration at high latitudes held in Fairbanks. Alaska, November 13—15 1979. (1979). — N e i l a n d B. J., V i e r e c k L. A. (1977). Forest types and ecosystems. In: North American forest lands at latitudes north of 60° degrees. Proc. Symp. held at the Univ. of Alaska, Fairbanks, Sept. 19—22 1977. — S m i t h M. C. (1968). Red squirrel responses to spruce cone failure in Interior Alaska. J. of Wildlife Management, 32, 2. — V a n C l e v e R., B a r n e y R. J. (1973). Black spruce fuel weights and biomass in the two Interior Alaska stands. Canad. J. Forest Res., 3, 2. — V a n C l e v e R., V i e r e c k L. A., S c h l e n t e r B. L. (1974). Accumulation of nitrogen in aspen (*Alnus*) ecosystems near Fairbanks, Alaska. Arctic and Alpine Res., 3, 2. — V i e r e c k L. A. (1966). Succession and soil development on gravel outwash of the Muldrow Glacier. Alaska. Ecol. Monogr., 36. — V i e r e c k L. A. (1970a). Forest succession and soil development adjacent to the Chena River in Interior Alaska. Arctic and Alpine Res., 2. — V i e r e c k L. A. (1970b). Soil temperatures in river bottom stands in Interior Alaska. In: Ecology of the subarctic regions. Proc. of the Helsinki Sympos. — V i e r e c k L. A. (1973a). Ecological effects of river flooding and forest fires on permafrost in the taiga of Alaska. In: Permafrost: The North American contribution to the Second international conference. Nat. Acad. Sci. Washington. — V i e r e c k L. A. (1973b). Wildfire in the taiga of Alaska. J. Quart. Res., 3. — V i e r e c k L. A., L i t t l e E. L. (1972). Alaska trees and shrubs. USDA, Agric. Handb., 410. — V i e r e c k L. A., L i t t l e E. L. (1975). Alaska trees and common shrubs. In: Atlas of United States trees, 2. USDA Forest Serv., Miscellaneous Publ., 1293. — V i e r e c k L. A., S c h a n d e l m e i e r L. A. (1980). Effect of fire in Alaska and adjacent Canada — a literature review. BLM — Alaska Technical Report 6, November 1980. — W o l f e J. A., L e o p o l d E. B. (1967). Neogene and early Quaternary vegetation of north-western North America and north-eastern Asia. In: The Bering land bridge. Stanford. — Z a s a d a J. C. (1971a). Natural regeneration of Interior Alaska forest — seed, seedbed, and vegetative reproduction consideration. In: Fire in the Northern Environment. Symposium. College (Fairbanks). Alaska, April 13—14 1971. — Z a s a d a J. C. (1971b). Frost damage to white spruce cones in Interior Alaska. USDA Forest Serv. Res. Note, PNW, 149. — Z a s a d a J. C. (1976). Ecological and silvicultural considerations Alaska's interior forest. J. Forestry, 74, 6. — Z a s a d a J. C., G r e g o r y R. A. (1969). Regeneration of white spruce with reference to Interior Alaska — a literature review. USDA Forest Serv. Res. Note, PNW, 79. — Z a s a d a J. C., V a n C l e v e R., W e n e r R. A., M c Q u e e n J. A., N y l a n d E. (1977). Forest biology and management in highlatitude North American forest. In: North American forest lands at latitudes north of 60° degrees. Proc. Symp. held at the Univ. of Alaska, Fairbanks, Sept. 19—22 1977. — Z a s a d a J. C., V i e r e c k L. A. (1970). White spruce cone and seed production in Interior Alaska. 1957—1958. USDA Forest Serv. Res. Note, PNW, 129.

Ленинградский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

Получено 27 VIII 1980.

S U M M A R Y

Despite the absence of euroasiatic and northamerican taiga of general types among sic forest constituents the structure and dynamics of taiga vegetation has a lot in common everywhere. Some problems conected with the investigation of characters of taiga ecosystems and the experience of reafforestation, demand international scientific cooperation.

УДК 581.3 : 582 : 675.1

Т. Б. Батыгина, Р. Г. Бутенко

**МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИИ ЗАРОДЫША
ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PAEONIA* СЕМ. *PAEONIACEAE*)**

T. B. BATYGINA, R. G. BUTENKO. MORPHOGENETIC POTENCIES
OF THE EMBRYO OF ANGIOSPERMS WITH A REFERENCE TO THE
REPRESENTATIVES OF THE GENUS *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*)

Показано значение экспериментального метода культуры изолированных зародышей для выявления закономерностей их дифференциации. Сравнительное изучение поведения зародышей разных видов рода *Paesia* в культуре *in vitro* выявило их различные морфогенетические потенции. При культивировании зародышей пиона обнаружено четыре пути морфогенеза: эмбриогенез, эмбриоидогенез (соматический эмбриогенез), органогенез (геммо-, ризогенез, гемморизогенез), гистогенез, а также аномальный морфогенез. Если рассматривать растение как саморегулирующуюся систему, стремящуюся к осуществлению выживания, то различные морфогенетические потенции зародыша можно трактовать как имеющиеся у вида резервы, которые реализуются в экстремальных условиях при нарушении полового процесса, т. е. нормального пути воспроизведения.

В результате использования различных способов исследования было выявлено, что в эмбриогенезе различных видов растений, в том числе и пиона, имеются «критические фазы» («переломные моменты») развития. Одной из наиболее важных критических фаз является та, начиная с которой зародыш становится относительно автономным, т. е. способным развиваться без материнского организма в нормальное растение. Эта фаза эмбриогенеза характеризуется определенными морфогенетическими (размером, степенью дифференциации и т. д.) и биохимическими показателями (гормональная независимость), специфичными для каждого таксона. У зародышей пиона такой фазой оказалась «сердечковидная» (начало дифференциации семядолей).

Известно, что у многих цветковых растений в естественных условиях, кроме половых, могут также образовываться и неполовые зародыши (эмбриоиды¹). Вопрос о том, как происходит развитие эмбриоидов и сходно ли оно с развитием половых зародышей, особенно стал интересовать биологов в связи с работами F. C. Steward (1958), J. Reinert (1958, 1959, 1973) и Р. Г. Бутенко (1964, Butenko, 1971), в которых показаны возможность экспериментального индуцирования эмбриоидов из соматических клеток *in vitro* и получение из них целых растений. Вопросы, связанные с проблемой дифференциации половых зародышей и эмбриоидов, полученных *in vivo* и *in vitro*, могут быть разрешены только при сравнительном их изучении. Еще в 1968 г., определяя основные задачи в области изучения эмбриогенеза, М. С. Яковлев отмечал, что выяснение путей становления, дифференцировки и специфики клетки, ставшей на путь эмбрионального развития, является одной из актуальных задач в области изучения эмбриогенеза.

До недавнего времени почти все исследования по развитию зародыша и эмбриоидов покрытосемянных были в основном описательными.

¹ Эмбриоид — биполярная структура с самых первых этапов своего развития, образующаяся асексуально из соматической клетки; эмбриоидогенез — процесс образования эмбриоида (подробнее см.: Батыгина и др., 1978; Эзау, 1980).

Они были направлены на то, чтобы проследить, как идет эмбриогенез и эмбриоидогенез у представителей того или иного таксона. В настоящее время биологов все больше интересуют механизмы процессов, обуславливающих дифференциацию различных структур зародыша и эмбриоида. Для решения этих проблем наряду с гистохимическими методами, методами световой и электронной микроскопии все большее значение приобретает экспериментальный метод культуры изолированных зародышей. Сейчас уже ни у кого не вызывает сомнений, что комплексное использование описательного и экспериментального методов способствует более глубокому познанию процессов дифференциации. Установлено, что многие растительные соматические клетки при определенных условиях культуры *in vitro* способны дать растительный организм. Однако пока еще никому не удалось вырастить нормальное растение в условиях культуры *in vitro* из изолированной зиготы. Культивирование зародышей на ранних стадиях эмбриогенеза является одной из интереснейших и сложнейших проблем. В сводках по культуре изолированных зародышей (Rapport, 1954; Здруйковская-Рихтер, 1955, 1974; Sanders, Ziebur, 1963; Narayanaswamy, Norstog, 1964; Иоффе, Жукова, 1965; Raghavan, 1976, и др.) отмечается, что в большинстве случаев в силу методических трудностей работа ведется с зародышами, изолированными на относительно поздних стадиях развития, и, как отмечается в одном из обзоров, «прошедших на материнском растении основной путь своего развития» (Иоффе, Жукова, 1965: 1158).

Для изучения дифференциации зародышей в динамике у различных таксонов необходимо культивирование зиготы и проэмбрио в контролируемых условиях. Это позволит рассматривать морфогенетические и морфофизиологические аспекты эмбриогенеза, что необходимо для понимания закономерностей роста и дифференциации зародыша.

До настоящего времени физиологи, усилиями которых в основном и разработан метод культуры клеток, тканей, органов и зародышей, уделяли большое внимание подбору условий выращивания, но при этом сравнительно мало учитывали таксономическую принадлежность изучаемых объектов. Поиски необходимых условий в основном ведутся эмпирически, что, вероятно, и является одной из причин неудачи выращивания ранневозрастных зародышей. Кроме того, исследуя из всего жизненного цикла какой-то один момент существования живой системы (например, глобулярную стадию зародыша), многие авторы не учитывают разнообразия физиологических состояний в разные периоды онтогенеза, а также сложной системы корреляций, имеющих специфический характер для каждого таксона.

Интенсификация изучения эмбриогенеза и развивающихся сопряженно с эмбрионом структур (эндосперма, интегументов, нуцеллуса и т. п.) сразу же ставит вопрос о правильном сочетании способов исследования. Во-первых, возрастает роль наблюдений эмбриогенеза в динамике, что отмечалось одним из авторов настоящей работы (Батыгина, 1968, 1974; Batygina, 1971). Этот классический подход (способ изучения) дал уже очень много, но сегодня речь идет о сочетании изучения кинетики морфогенетических изменений с кинетикой биохимических процессов, происходящих в зародыше (Батыгина, Васильева, 1979). Это необходимо, поскольку успехи физиологии и молекулярной биологии четко показывают зависимость морфологических изменений от изменения в обмене веществ (Бутенко, 1969; Butenko, 1971, и др.).

Во-вторых, необходимо помнить, что основным является изучение *in vivo*. При этом важно исследовать формирование зародыша одновременно с изменениями в тканях материнского организма. Это позволит вскрыть определенные корреляции между эмбриональными структурами и приблизит к пониманию механизмов дифференциации. В этом случае метод *in vitro* будет удачно дополнять метод *in vivo* (если речь идет о процессах, достаточно изученных) или иметь ведущее значение (если изучае-

мые процессы не выявляются другими традиционными, классическими методами).

В-третьих, необходимо сопоставление фактов, полученных *in vivo*, с тем интересным материалом, который дает метод культуры *in vitro*. При изучении эмбриогенеза в природных условиях исследователь сталкивается с тем, что зародыш находится под «защитой» со стороны материнского организма. Это препятствует выявлению особенностей формирования зародыша, в частности каких-либо критических моментов его развития (например, фазы автономности). В этом плане метод культивирования изолированных зародышей дает колоссальные преимущества для понимания многих аспектов дифференциации зародыша и окружающих его структур.

В-четвертых, на данном этапе весьма полезно такое динамическое изучение проводить на таксонах, контрастных по характеру протекания эмбриогенеза и специфике взаимоотношений сопряженно развивающихся с ним структур семени (например, двудольные и однодольные, ложно-однодольные, бессемядольные, ценоцитное и клеточное проэмбрио, наличие или отсутствие эндосперма, перисперма, апомиксиса и т. п.). В связи с этим необходимо отметить, что предпосылкой для успешного культивирования зародышей является также выявление морфогенетических потенций разновозрастных зародышей, относящихся к различным таксонам, поскольку можно полагать, что они будут различны. Это не только существенно дополнит метод *in vivo*, но и позволит вскрыть приспособительный характер того или иного пути формирования зародыша.

Наконец, в-пятых, задачей исследования является моделирование условий для каждого этапа развития зародыша и проростка с учетом данных, полученных в результате комплексных морфолого-биохимических исследований (эмбриогенеза и всей завязи в целом). Такой системный подход позволит приблизить нас к более глубокому пониманию процесса дифференциации зародыша, возможности моделирования эмбриогенеза и, следовательно, управлению онтогенезом.

Нами было исследовано поведение зародышей различных видов рода *Raeonia* L. в культуре *in vitro* и *in vivo*. Изучение эмбриогенеза пиона *in vivo* и *in vitro* заслуживает особого внимания, так как он происходит по уникальному, не известному до сих пор для покрытосемянных типу и резко отличается от течения эмбриогенеза других покрытосемянных (Яковлев, Иоффе, 1957, 1961, 1965 и др.). Особенность эта заключается в том, что деление ядра зиготы и последующие деления не сопровождаются цитокинезом (рис. 1, 1—5). В результате многочисленных митозов образуется ценоцит, при развитии которого на более поздней стадии развития закладываются перегородки (рис. 1, 6). Далее некоторые периферические клетки сформировавшегося предзародыша начинают усиленно делиться, образуя меристематические очаги, дающие начало многим зародышам (до 25) — рис. 1, 7. Однако в зрелом семени обычно обнаруживается только один вполне сформировавшийся и дифференцированный зародыш (рис. 1, 8—10).

Как показал анализ литературных данных, этот объект уникален еще и тем, что дифференциация большого числа зародышей на предзародышесвом образовании сходна с дифференциацией большого числа эмбриоидов из эмбрионального клеточного комплекса в каллусной культуре *in vitro* и явлением полиэмбрионии у разных таксонов покрытосемянных (рис. 1, 7; рис. 2), поэтому сравнительное изучение поведения зародышей пиона *in vivo* и *in vitro* (в динамике), а также эмбриоидов, образующихся в культуре *in vitro*, представляет значительный интерес для понимания различных аспектов эмбриогенеза пиона, а также эмбриоидогенеза *in vivo* и *in vitro*. К ним можно отнести следующие: все ли клетки предзародышевого образования пиона и клетки ЭКК² тотипотентны — способны дать эмбриоиды,

² ЭКК — эмбриональный клеточный комплекс — подробнее см.: Батыгина и др., 1978.

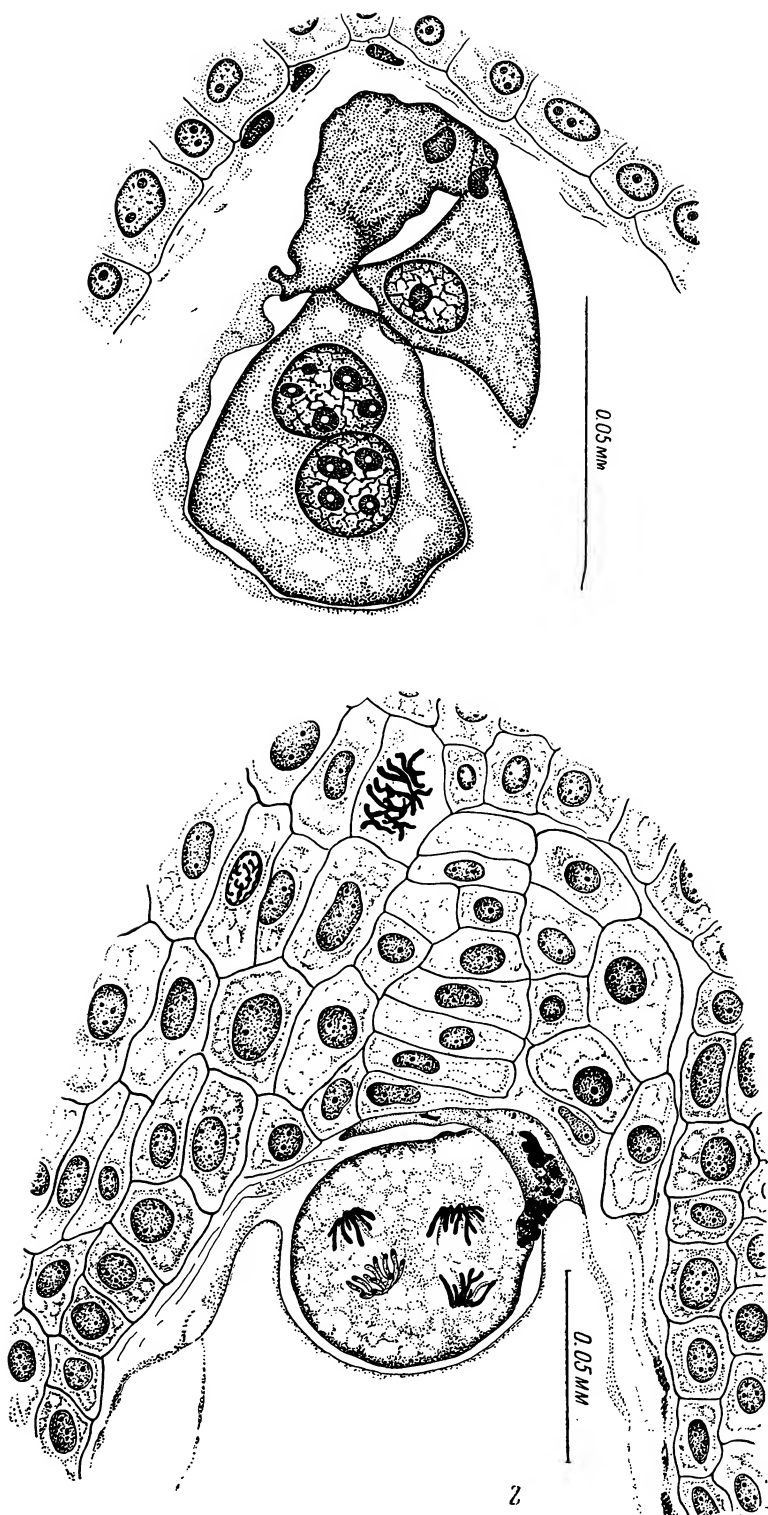


Рис. 1. Эмбриогенез планарии *in vivo* (1—10) (Яковлев, Иоффе, 1961).

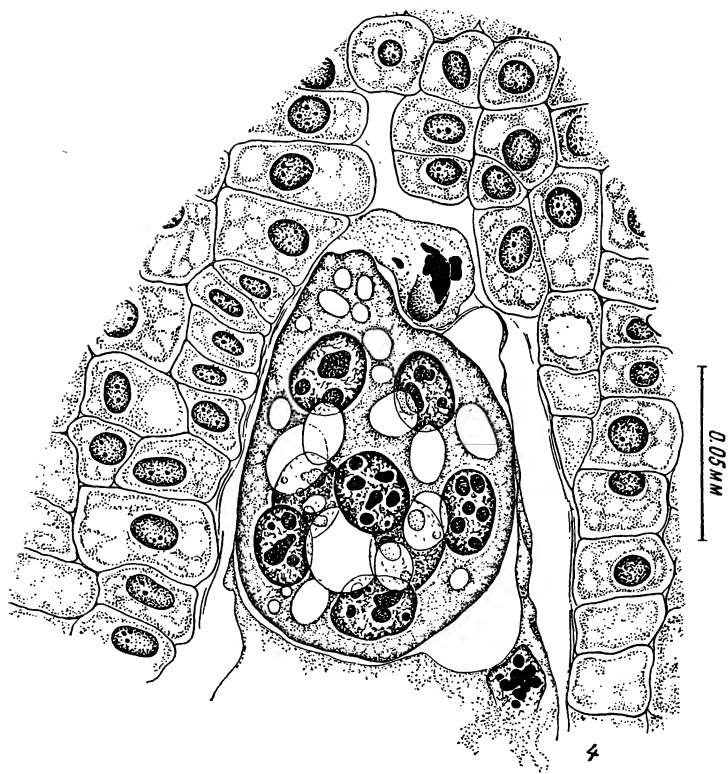
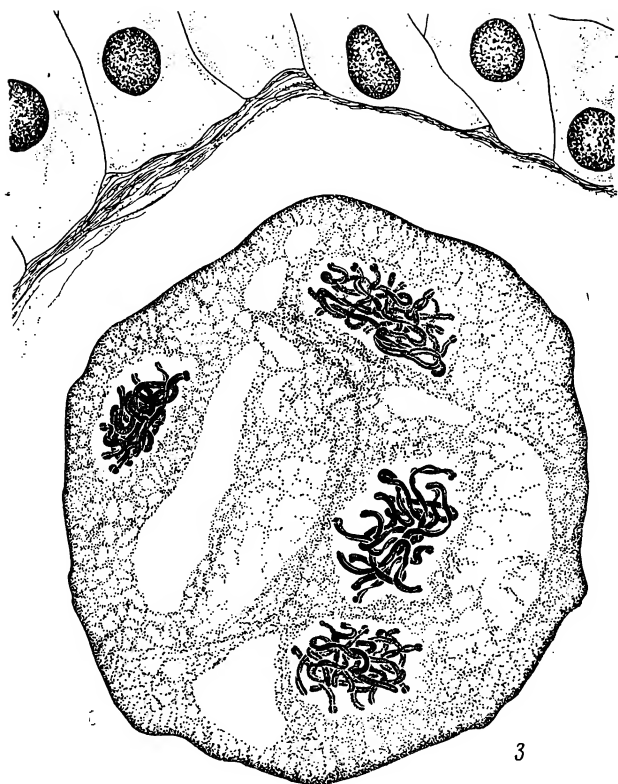


Рис. 1 (продолжение).

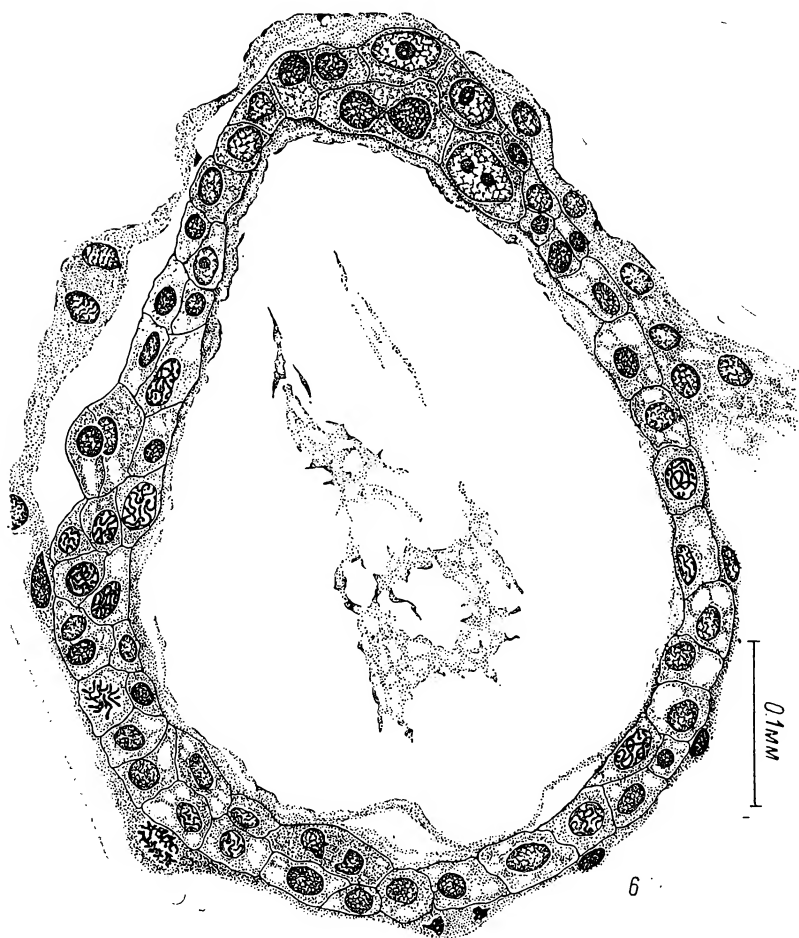
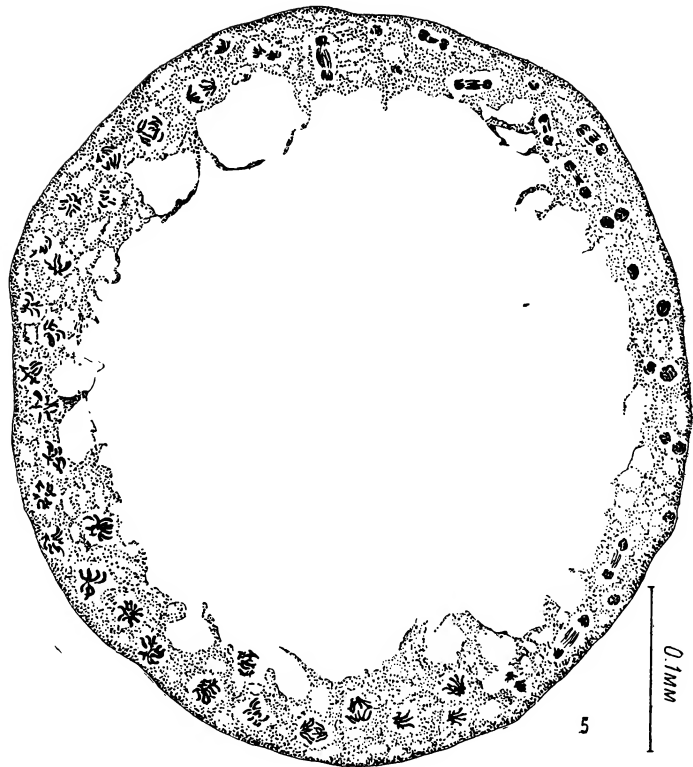


Рис. 1 (продолжение).

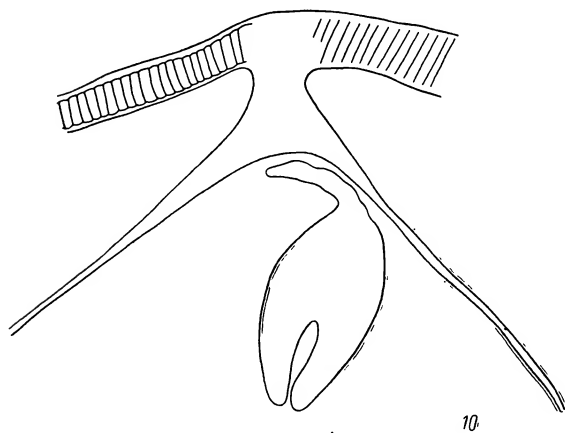
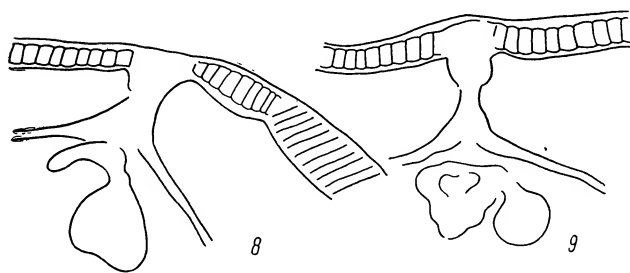
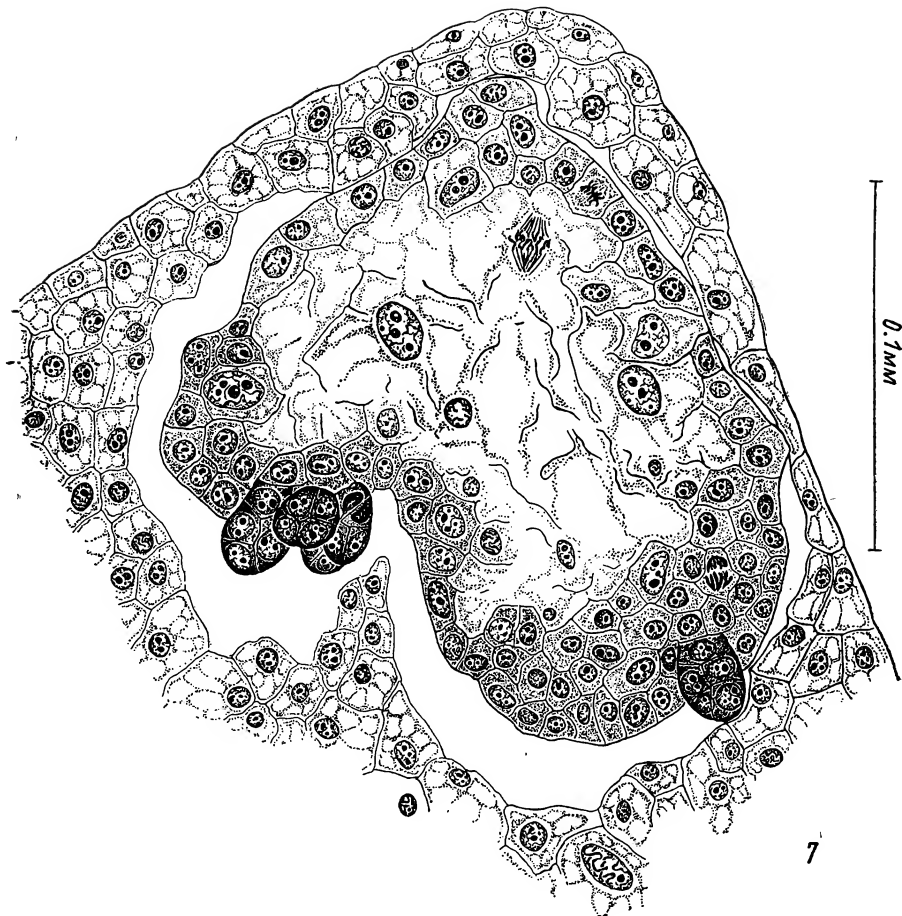


Рис. 1 (продолжение).

чем характеризуются инициальные клетки зародышей, образующиеся на предзародышевой структуре пиона *in vivo* и клетки ЭКК в культуре *in vitro* пиона и других покрытосемянных; почему в конечном итоге *in vivo* развивается только один зародыш на предзародышевом образовании и т. п.

Настоящая работа посвящена изучению:

1. Морфогенетических потенций; путей морфогенеза *in vivo* и *in vitro*;
2. Стадии автономности³ у зародышей различных видов пиона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение поведения зародыша различных видов пиона (*Paeonia anomala* L., *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl., *P. lactiflora* Pall., *P. suffruticosa* Andr., *P. tenuifolia* L., *P. mascula* (L.) Mill. в культуре *in vitro* проводилось с 1972 по 1979 г. в лаборатории культуры тканей и морфогенеза Института физиологии растений АН СССР (ИФР) и лаборатории эмбриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Некоторые аспекты культивирования различных видов пиона нами уже рассмотрены.⁴

Материал для исследования был любезно предоставлен Главным ботаническим садом АН СССР (Москва) и Ботаническим садом БИНа АН СССР (Ленинград).

Для культивирования были использованы зародыши пиона на ценочитно-клеточной, «глобулярной», «сердечковидной» и «торпедовидной» стадиях эмбриогенеза и зародыши с хорошо развитыми семядолями. Перед извлечением зародыша проводили предварительную стерилизацию семян (ополаскиванием спиртом и легким обжигом в пламени спиртовки). Зародыши извлекали специальными тонкими иглами и глазными медицинскими инструментами. Поскольку из литературных данных известно, что на особенно ранних этапах развития зародышам в культуре *in vitro* необходимо высокое осмотическое давление, были поставлены специальные опыты по вычленению зародышей пиона на ранних стадиях в 10—20%-й сахарозе, 5%-м манните, 0.1%-м диметилсульфоксиде. В капле осмотика (сахарозе) зародыш помещали в пробирку, что оказалось благоприятным для его дальнейшего развития. Для эмбриологического исследования фиксировали зародыши из той же завязи. Выращивание зародышей в культуре *in vitro* проводили в термостатах при температуре от 20 до 28°С.

Известно, что нормальная дифференциация зародышей, эмбриондов и проростков происходит только при определенной плотности посадки их в культуру (Здруйковская-Рихтер, 1955; Halperin, 1970; Батыгина и др., 1978). Нами были проведены специальные опыты по изучению оптимальной плотности посадки зародышей, извлеченных на «сердечковидной» стадии развития, при выращивании их в культуре (Васильева и др., 1978). Установлено, что при исходной плотности посадки по 2, 3, 5 и 8 зародышей в пробирку (25 мл среды) число зародышей, которые развивались в нормальные проростки, составляло 57, 62, 73 и 90% соответственно.

Нами было также проведено исследование по влиянию глубины погружения зародышей в питательную среду. Опыты показали, что зародыши, помещенные на глубину 0.3—0.5 см от поверхности среды, спустя 50—60 дней гибнут, размещенные на поверхности среды (без капли осмотика или среды без агара) лопаются и засыхают. Оптимальным положением зародыша оказалось его частичное погружение в питательную среду. При этом была сделана попытка погружения зародышей на сердечковид-

³ Автономность — одна из критических фаз зародыша, начиная с которой он становится независимым от материнского организма и способен пройти дальнейший эмбриогенез и дать нормальный проросток.

⁴ Доложено на симпозиумах по эмбриологии растений (Batygina, 1977; Yakovlev, Batygina, 1977; Batygina et al., 1977).

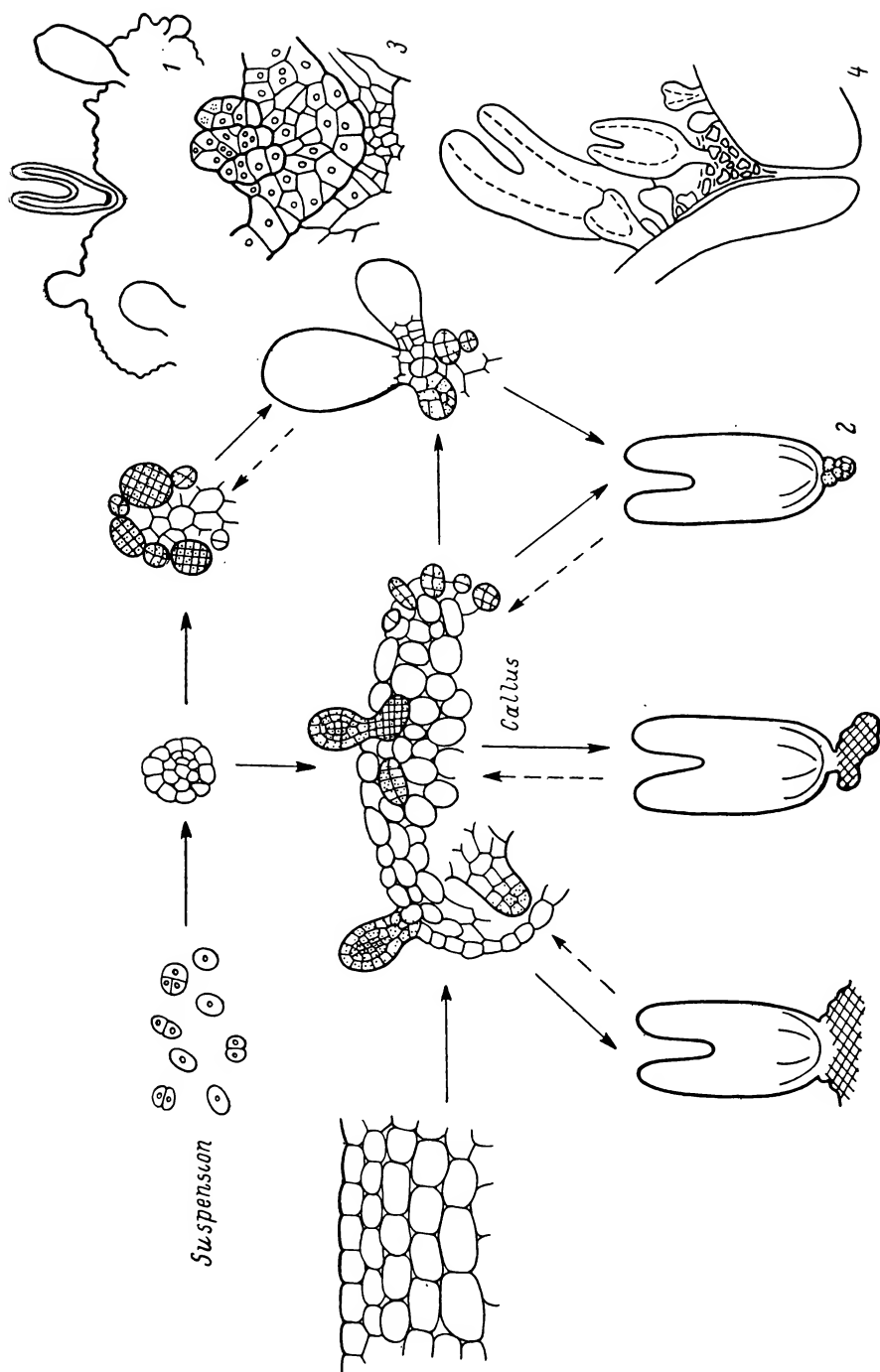


Рис. 2. Дифференциация эмбрионов:

1 — на каллусе у *Rosa sp.* (ориг.); 2 — на каллусе у *Daucus carota* (Нассис, 1973); 3 — в семяпочке *Erythronium alberticum* (расщепленная апомитическая подэмбриония: Е. С. Jeffrey, 1982); 4 — в семяпочке *Sorghum hybrid* (нуцеллярная эмбриония) (Наумова, 1980).

ной и торпедовидной стадиях в среду корневым апексом, но, к сожалению, из-за их микроскопических размеров трудно сказать с достоверностью, что это удалось. Однако частичное погружение зародышей, извлеченных из семяпочки на сердечковидной и торпедовидной стадиях, давало нормальные проростки. Следует отметить, что зародыши, вынутые из толщи питательной среды через 40—50 дней культивирования, сохраняли свою жизнеспособность и развивались в нормальные проростки при их культивировании при частичном погружении в среду.

Как известно (Бутенко, 1964), эффективным приемом в культуре *in vitro* считается метод «няньки». Он был применен нами при культивировании зародышей *P. wittmanniana* и *P. anomala*. В качестве няньки использовали части семяпочки и разновозрастных измельченных пыльников. Няньку помещали в центр, по периферии располагали зародыши. Однако не было обнаружено какой-либо разницы между развитием зародышей с нянькой и без нее.

В работе были использованы различные модификации сред Т. Murashige и F. Skoog (1962) и Хеллера (см.: Бутенко, 1964). Основная среда (ОС) включала минеральные соли по Murashige и Skoog, витамины по Уайту (1949), 2%-ю сахарозу, 0.6—0.7%-й агар. При культивировании зародышей были испытаны следующие варианты сред Murashige и Skoog:

1) для эмбриогенеза и органогенеза — ОС+кинетин (0.2 мг/л)+ИУК (1 мг/л)+казеин гидролизат (100 мг/л)+диметилсульфоксид (0.4 мг/л)++кокосовое молоко (10—20%);

2) для стимуляции развития поздних стадий и прорастания — ОС;

3) для индукции каллусообразования из зародышей, семяпочек, тычинок и всех частей проростка — ОС+миоинозит (80 и 100 мг/л)+кинетин (0.5 мг/л)+ИУК или НУК (1 мг/л), или 2,4Д (15 мг/л);

4) для эмбриогенеза — среда Хеллера с добавлением витаминов по Уайту.

В некоторых случаях в качестве осмотика добавляли 0.8%-й маннит. Применяли следующий режим выращивания: пробирки с высаженными зародышами обычно помещали в холодную камеру при температуре от 2 до 6° С на срок от двух до трех дней, после чего переставляли или в световой термостат с температурой 20—21° или оставляли в этой же камере при световом режиме (2000—5000 лк) и в темноте. Высаженные зародыши и проростки фиксировали темпорально — через каждые 5 дней после посадки. Одновременно проводили один раз в сутки темпоральную фиксацию семяпочек, развивающихся в естественных условиях. Для сравнительного анализа развития почек в культуре *in vitro* фиксировали вегетативные и генеративные почки пиона, развивающиеся в естественных условиях. Каллус, полученный на зародыше пиона, культивировали в темновом термостате при температуре 21—22° С. Было проведено цитологическое исследование каллуса на временных препаратах (окраска ацетокармином). Для эмбриологических исследований приготавливали постоянные препараты по обычно применяемой цитологической методике с окраской реактивом Шиффа (по Фэльтгену) и подкраской лихт-грюном, генциан-виолетом (по Ньютону) с подкраской оранжем G.

Развитие зародыша пиона изучали также и на живом материале под бинокулярной лупой.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сравнительный анализ показал различное поведение зародышей пиона в условиях *in vitro*, зависящее как от стадии его извлечения из семяпочки, так и от вида пиона. Зародыши пионов (*P. anomala*, *P. wittmanniana*, *P. tenuifolia*, *P. masecla*), извлеченные на ценоциттно-клеточной и глобулярной стадиях, обычно не давали (на всех испытанных средах) проростков. В большинстве случаев они сохраняли свою жизнеспособность в культуре в течение 2—3 недель. Дальнейшее их поведение было

различно: зародыши, извлеченные на ценоцитно-клеточной стадии, давали каллус, на глобулярной — в большинстве своем гибли. Исследование зародышей, извлеченных на ценоцитной стадии, показало, что в условиях культуры они значительно увеличились в размерах и продвинулись в развитии. Произошла дальнейшая дифференциация предзародышевой структуры и образование в ней перегородок (ценоцитно-клеточная структура). При дальнейшем культивировании эмбрионов наблюдалось каллусообразование. При определенных условиях на каллусе наступал морфогенез.

В одном из опытов наблюдали развитие трех зародышей, выделенных на глобулярной стадии развития. Они значительно увеличились в размерах и образовали гигантские семядоли. Через месяц культивирования семядоли позеленели, после чего через 8—10 дней проростки стали темнеть и гибнуть. Цитолого-эмбриологический анализ одного такого образования выявил нормальную дифференциацию семядолей и точки роста, однако в районе корневого апекса был обнаружен некроз клеток.

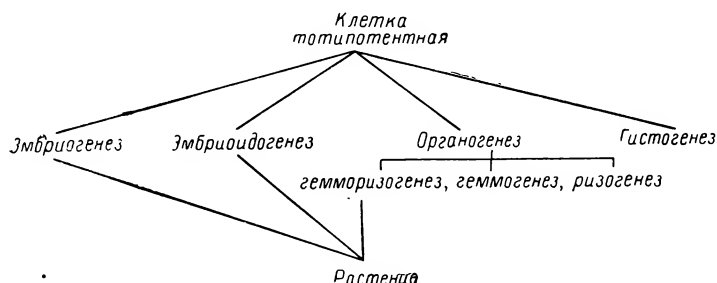


Схема путей морфогенеза в системе воспроизведения растений in vivo и in vitro

Зародыши пиона, извлеченные на стадии начала дифференциации семядолей (точка роста еще морфологически не выявлена) — стадии «сердечка», в основном давали нормальные проростки (рис. 3, 1—3 — см. вклейку). Зародыши из зрелых семян в условиях in vitro на средах, стимулирующих их развитие, формировали нормальные растения. Однако между исследованными видами имелись некоторые различия в поведении зародышей, выделенных из семяпочек на стадии сердечка. Так, например, на варианте № 1 среды Murashige и Skoog, обеспечивающем нормальный эмбриогенез — первый путь морфогенеза (см. схему), зародыши *P. anomala*, *P. lactiflora* и *P. mascula* прошли дальнейшую дифференциацию и дали нормальные проростки. Зародыши *P. suffruticosa* показали незначительный рост семядолей и торможение развития корня.

Детальное исследование поведения разновозрастных зародышей *P. mascula* при разном режиме выращивания (на свету при температуре 20—21° С и в темноте при температуре 4—6° на средах Murashige и Skoog и Хеллера), проведенное дипломантом О. Визлюнска, еще раз подтвердило, что глобулярные зародыши размером 0.8 мм не развивались ни на одной из этих сред и спустя 2—3 недели погибали; единичные зародыши сохраняли жизнеспособность в течение 35 дней. Развитие зародышей *P. mascula* размером 0.12 мм, изолированных на сердечковидной стадии, протекало нормально; через несколько дней наблюдали образование хорошо развитой точки роста и семядолей, а в дальнейшем — проростков.

Режим выращивания повлиял на более поздние стадии развития зародышей *P. mascula*. Торпедовидные зародыши (точка роста еще морфологически не обнаруживается!) размером 1.7 мм через 4 дня их культивирования на свету значительно увеличились в размерах, произошло раскрытие их семядолей. Через 7 дней у зародышей появился корешок, к 10 дню зародыш достиг 0.7 см. После 17 дней культивирования зародыши достигли еще больших размеров (1.6 см). Через 20 дней длина проростка составляла 2.5 см. Однако точка роста визуально еще не обнаруживалась.

Лишь через 35 дней культивирования она стала отчетливо видна. При дальнейшем культивировании наблюдали развитие первого листа и образование 2—3 корешков.

Развитие торпедовидных зародышей, культивируемых в холодной камере и в темноте, характеризовалось замедленными темпами. В течение 30 дней не было обнаружено никаких визуальных морфологических изменений и только на 35-й день отмечались увеличение размеров зародышей и раскрытие семядолей.

Культивирование разновозрастных зародышей показало, что у большинства изученных нами видов они могут самостоятельно развиваться со стадии сердечка, давая нормальные проростки. Таким образом, в этом случае эмбриогенез в условиях культуры *in vitro* протекал нормально. Оптимальными условиями для этого являются определенный световой режим (12 ч дня+12 ч ночи), температура 20—21° С и вариант № 1 среды Murashige и Skoog.

Изучение морфогенетических потенциалов зародышей, выделенных на разных стадиях развития, при использовании различного набора питательных сред представляет значительный интерес для понимания некоторых аспектов его дифференциации. Как было уже отмечено выше, зародыши пиона, извлеченные на сердечковидной и более поздних стадиях развития и культивируемые на варианте № 2 среды Murashige и Skoog и на варианте № 4 среды Хеллера, обычно дают через 45—50 дней нормальные проростки (рис. 3, 1—3). Зародыши, извлеченные на ценоцитно-клеточной стадии, на этих вариантах сред дают каллус. Зародыши разных видов пиона, извлеченные на сердечковидной и более поздних стадиях развития после переноса в среду, индуцирующую каллусообразование (вариант № 3), через 10—14 дней начинают образовывать каллус (рис. 3, 3, 4). Сначала каллусная ткань появляется на отдельных участках, затем на всем зародыше.

Каллус, полученный на зародыше (его отделяли через 2—3 месяца от ткани зародыша) различных видов пиона, был нескольких типов, различающихся по структуре (гроздьевидный, зернистый и т. п.), окраске (серый, белый, сиренево-серый и т. п.) и флавоноидному составу (Васильева и др., 1978). Цитологическое исследование показало, что каллусы *P. apomala* различных пассажей (1-й, 5-й, 10-й) не различались по своей структуре. Каллусы всех пассажей имели клетки нескольких типов: округлые, размером 0.03, овальные — 0.25, удлиненные — 50 и длинные — 70 мкм (результаты представляют собой среднее из 40—50 клеток — по большому диаметру клетки). Округлые клетки обычно были объединены в агрегаты, имели более густую цитоплазму, чем остальные. Все клетки содержали большое количество включений (крахмал, жиры), обычно сосредоточенных вокруг ядра. Нарастание массы каллуса происходило очень быстро, особенно у *P. lactiflora*. Каллусы, полученные из зародышей различных видов пиона, сохраняют свою жизнедеятельность уже 5 лет, в результате чего возникла музейная коллекция, которая может быть использована для микроразмножения.

Культивирование «зародышевого» каллуса на различных питательных средах выявило его способность к различным морфозам. Детальное цито-эмбриологическое исследование каллуса, полученного из зародышей пиона, а также всех образующихся на нем структур позволило выявить три различных пути морфогенеза (см. схему и рис. 3):

- 1) эмбриоидогенез,
- 2) органогенез (геммогенез, ризогенез, гемморизогенез),⁵
- 3) гистогенез.

⁵ Геммогенез — процесс развития почки: вегетативный (вегетативной почки) и репродуктивный (цветочной почки); ризогенез — процесс развития корня; гемморизогенез — процесс образования нормального растения (подробнее см.: Батыгина и др., 1978).

На каллусе, достигшем определенных размеров, некоторые эпидермальные клетки претерпевали деления, образуя двуклеточные структуры (рис. 3, 6). Дальнейшие деления в этих структурах протекали беспорядочно. В результате многочисленных делений формировались глобулярные образования двух типов — сидячие (рис. 3, 7, 8) и на ножке (рис. 3, 11). На этом этапе развития в них легко было обнаружить дифференциацию эмбриодермы (рис. 3, 7). Особенностью развития сидячих эмбриодов было изменение их клеток (сильная вакуолизация, дегенерация ядер, ослизнение оболочек) в базальной части (рис. 3, 7, 9, 10) — свидетельство приобретения ими независимости от каллуса. Спустя некоторое время в месте прикрепления эмбриодов к каллусу можно было обнаружить слой темноокрашенного вещества, который как бы отделял эмбриод от остальной массы каллуса (рис. 3, 9). На более поздних стадиях развития происходила полная изоляция эмбриоида от каллуса, на котором он образовался (рис. 3, 8, 10), и он достигал полной независимости от «материнского организма». У эмбриодов на ножках в дальнейшем происходила дегенерация ножки, проявляющаяся в некрозе клеток, идущем от периферии к центру. В результате на определенном этапе развития (в большинстве случаев на торпедовидной стадии) эмбриоды оказывались отделенными от каллуса. В торпедовидных эмбриоидах шла дальнейшая дифференциация — образование точки роста и семядолей, в которых обнаруживалось развитие проводящей системы. Дальнейшее развитие эмбриодов приводило обычно к образованию нормальных проростков. Интересно, что, несмотря на отделение эмбриодов, часто можно было наблюдать их «встроенными» в каллусную систему (рис. 3, 8).

Сравнительное изучение развития зародышеподобных структур, образовавшихся на каллусе, выявило их большое сходство с зародышами, возникшими на предзародышевом ценоцитно-клеточном образовании *in vivo* (рис. 3, 12). Следует отметить, что встречались эмбриоды и с многолопастными семядолями.

Органогенез

Кроме эмбриодов, на каллусе пиона можно было наблюдать образование почек (рис. 3, 13). В отличие от эмбриодов их проводящая система была тесно связана с проводящей системой каллуса (материнского организма). Сравнительное изучение верхушечной и боковой почек пиона, формирующихся *in vivo*, с почкой на каллусе *in vitro* выявило их большое сходство (рис. 3, 16). В большинстве случаев после длительного культивирования каллус с такими монополярными структурами погибал. Только в единичных случаях на этом же каллусе образовывались корни и формировались нормальные проростки. Для получения растений почки отделяли от всей массы каллуса и пересаживали на среду, индуцирующую ризогенез. Такое чередование сред позволяло обеспечить геммо-ризогенез и получить нормальный биполярный проросток (рис. 3, 15).

Цитозембриологическое исследование выявило интересную особенность — образование цветочных почек непосредственно на каллусе (флоральный геммогенез). Эти почки характеризуются закладкой нескольких тычиночных бугорков и завязи. Кроме того, при определенных условиях на каллусе наблюдался только ризогенез (рис. 3, 14).

Гистогенез

В некоторых случаях каллус, полученный из зародышей пиона, не давал эмбриодов, почек или корней на любых средах и любых режимах выращивания (рис. 3, 17—20). Гистологическое исследование такого каллуса показало, что на его поверхности дифференцировалась эпидерма,

оболочки клеток которой были значительно утолщены (рис. 3, 18); в каллусе формировались отдельные элементы проводящей системы (рис. 3, 17, 19, 20).

Аномалии морфогенеза

В ряде случаев встречались нарушения нормального развития изолированных зародышей пиона (поликотилия, отсутствие корня и т. д.). Кроме того, образовывались различные морфологические структуры на каллусе, полученном из зародыша (рис. 3, 21—27). Некоторые из них имели вид чаши или «цветка», в основании которых часто наблюдалось заложение бугорков (рис. 3, 21—24). Исследование показало, что эти структуры имеют хорошо развитую проводящую систему, бугорки (число их варьировало от 3 до 7), представляющие собой развивающиеся тычинки на стадии археспориальной ткани. В тех случаях, когда такие структуры пересаживались на среду, стимулирующую корнеобразование, наблюдался ризогенез. Детально было прослежено формирование этих аномалий. На поверхности каллуса сначала появлялся маленький бугорок, дающий после значительного увеличения и уплощения валик, края которого разрастались неодновременно, образуя чашу. В глубине такой чаши закладывались в один или два круга тычиночные бугорки (рис. 3, 23, 24). Иногда бугорки не дифференцировались, образовывалась трубка (рис. 3, 25), в глубине которой был апекс. Гистологические данные свидетельствуют о том, что он был вегетативный.

Таким образом, пион оказался интересным объектом, так как все структуры (завязь, семяпочка, зародыш, корень, стебель, листья, тычинки) при их культивировании в определенных условиях образуют каллус. Это говорит о высокой степени тотипотентности клеток пиона.

ОБСУЖДЕНИЕ

Литературные данные и собственные наблюдения по культивированию зародышей разных видов растений показывают, что в ходе эмбриогенеза имеются переломные моменты — критические фазы. Они характеризуются специфическими для каждого вида морфологическими изменениями зародыша: определенным размером, формой и строением (дифференциация эмбриодермы, точки роста, семядолей и т. д.); определенными соотношениями и взаимосвязями между зародышем и окружающими его структурами семяпочки (исчезновение крахмала из тканей интегументов, нуцеллуса и появление его в зародыше и т. д.). Одной из наиболее важных критических фаз онтогенеза, по нашему мнению, является та фаза, с которой зародыш становится относительно автономным, т. е. способным пройти дальнейший эмбриогенез и развиваться без материнского организма в нормальное растение (Батыгина, Васильева, 1979). Можно полагать, что именно к этому моменту полностью сформировалась сложная система нового организма, способного на простой безгормональной среде вступить на самостоятельный путь развития. У зародышей пиона такой критической фазой оказалась ранняя сердечковидная, т. е. фаза начала дифференциации семядолей, при этом точка роста морфологически еще не выражена, но уже началась ее гистологическая дифференциация. С этой стадии зародыш пиона при определенном режиме обычно развивается нормально и образует нормальный проросток.

Таким образом, сравнительное изучение зародыша различных видов пиона в естественных условиях и в условиях культуры *in vitro* позволило впервые выявить важный этап в онтогенезе растения — автономность развития зародыша.

Что же представляет собой семяпочка, и все ее структуры на этом этапе развития?

Детальные исследования, проведенные М. С. Яковлевым и М. Д. Иоффе (1965), а также наши данные по эмбриологии различных видов пиона

показали, что к началу дифференциации семядолей происходят значительные изменения как в зародыше, так и в тканях семязачатка. Как правило, к этому времени уже полностью дегенерируют нуцеллус (богатый крахмалом!) и внутренний интегумент, почти полностью исчезает крахмал из массивного многослойного наружного интегумента; в значительной степени дегенерирует предзародышевое образование; в эндосперме появляется жир. Интересным, на наш взгляд, является то, что дифференциация зародыша пиона связана с определенным последовательным расходом крахмала в окружающих его тканях, накопление которого началось постепенно и последовательно в разных структурах семязачатка еще задолго до оплодотворения (Яковлев, Иоффе, 1965).

Аналогичную картину можно наблюдать при культивировании зародыша лотоса. Сравнительное морфолого-биохимическое исследование поведения зародыша в культуре *in vitro* также выявило, что автономность зародыша лотоса скоррелирована с началом отложения в нем крахмала (Батыгина, Васильева, 1979). Сходную картину приводит Т. А. Кантор (1959) по эмбриологии зародышей различных видов льна. По данным этого автора, интенсивное использование моносахаров и крахмала, содержащихся в тканях интегумента, совпадает с образованием запасных веществ (белков и жиров) в клетках зародыша. Возможно, именно с этого момента зародыш льна и становится относительно автономным. При изучении эмбриологии различных видов рода *Triticum* было обнаружено (Батыгина, 1962, 1974), что процесс крахмалообразования в различных структурах семязачатка пшеницы связан с определенными этапами ее развития.

Таким образом, имеющиеся экспериментальные и литературные данные свидетельствуют о том, что существует определенная связь между процессом накопления и расхода запасных веществ, в частности крахмала, в тканях семязачатка, эндосперма, с одной стороны, и яйцеклетки, зиготы, зародыша, — с другой.

Как показали наши данные, зародыши пиона на разных стадиях развития, а также все органы проростка (на среде, индуцирующей каллусообразование) способны образовывать каллус, в котором при определенных условиях начинается морфогенез. Относительно путей морфогенеза в культуре *in vitro* существуют различные, противоречивые точки зрения (Батыгина и др., 1978). На основании литературных и собственных данных мы полагаем, что независимо от типа культивируемых клеток (зигота, клетки зародыша, нуцеллуса, микроспоры и т. д.) морфогенез как *in vivo*, так и *in vitro* может осуществляться четырьмя самостоятельными путями: эмбриогенез, эмбриоидогенез, органогенез (геммогенез, ризогенез, гемморизогенез) и гистогенез, не считая аномалий (Батыгина, 1978; Батыгина и др., 1978). Мы считаем также необходимым разграничивать процессы эмбриогенеза и эмбриоидогенеза, как *in vivo*, так и *in vitro*, в силу таких отличительных особенностей последнего, как отсутствие закономерностей в направлении первых делений, замедленная дифференциация и т. п. Данные, полученные по культивированию зародыша различных видов пиона, еще раз подтверждают правильность выделения этих четырех путей морфогенеза.

Следует отметить, что образование эмбриоидов может происходить несколькими способами (Батыгина и др., 1978). Дифференциация эмбриоидов на каллусе пиона шла по одному из них, начинаясь из одной периферической клетки ЭКК «прямо и организованно» подобно половому зародышу. Образование ценоцитных структур, которое отмечает О. Ф. Михайлов (1973), при культивировании каллуса пиона не наблюдалось.

Сравнительное изучение поведения зародышей различных видов покрытосемянных растений в культуре *in vitro* при использовании различных питательных сред выявило различия в их морфогенетических потенциях (Батыгина, Васильева, 1979), определяемые как стадий извлечения их из семязачатка, т. е. временем «отрыва» их от материнского орга-

низма, так и видом растения (Батыгина, 1978; Батыгина и др., 1978; Батыгина, Васильева, 1979; Васильева, Батыгина, 1980).

Имеющиеся различия у представителей различных таксонов проявлялись в путях морфогенеза. При культивировании зародыша пиона обнаруживаются все четыре его пути, в то время как у лотоса независимо от состава среды только один — эмбриогенез, у орхидных — гемморизогенез, который свойствен развитию зародыша *in vivo* (Батыгина, Васильева, 1979, 1980; Васильева, Батыгина, 1981).

Возможно, осуществление всех четырех путей морфогенеза при культивировании зародыша пиона зависит от высокой степени тотипотентности его клеток. Доказательством этого является течение начальных стадий эмбриогенеза — инициация большого числа меристематических очагов на предзародышвом образовании, а также высокая тотипотентность клеток таких структур пиона, как тычинки и семяпочки (рис. 4 — см. вклейку). Отрывочные данные, имеющиеся в литературе по культивированию разновозрастных зародышей различных видов растений, также говорят об их различных морфогенетических потенциях, обусловленных, вероятно, разной степенью тотипотентности их клеток.

Если рассматривать растение как саморегулирующуюся систему, стремящуюся к выживанию, то различные морфогенетические потенции зародыша можно, вероятно, считать резервами, имеющимися у вида, которые реализуются в экстремальных условиях, в частности при нарушении полового процесса.

Авторы приносят сердечную благодарность профессору М. С. Яковлеву за предложение исследовать в качестве объекта различные виды пиона, а также искренне благодарят сотрудников лаборатории эмбриологии В. Е. Васильеву, Т. Е. Фрейберг и Г. Е. Колесову, оказавших большую помощь на определенных этапах выполнения данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б. (1962). Процесс оплодотворения у пшеницы. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 5. — Батыгина Т. Б. (1968). Эмбриогенез в роде *Triticum* L. (в связи с вопросами однодольности и отдаленной гибридизации у злаков). Бот. ж., 59, 4. — Батыгина Т. Б. (1974). Эмбриология пшеницы. Л., Колос. — Батыгина Т. Б. (1978). О некоторых закономерностях морфогенеза при регенерации растений *in vitro*. Тез. докл. рег. научн. конф. «Теоретические вопросы регенерации растений». Махачкала. — Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. (1979). Поведение зародышей некоторых покрытосеменных в культуре *in vitro*. Тез. докл. III Всес. конф. по культуре клеток растений. Ереван. — Батыгина Т. Б., Васильева В. Е. (1980). Система воспроизведения у орхидных. Тез. докл. Всес. симп. «Охрана и культивирование орхидей». Таллин. — Батыгина Т. Б., Васильева В. Е., Маметьева Т. Б. (1978). Проблемы морфогенеза *in vivo* и *in vitro*. Эмбриогенез у покрытосеменных растений. Бот. ж., 63, 1. — Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., Наука. — Бутенко Р. Г. (1969). Теоретическое и прикладное значение культуры клеток, тканей и органов высших растений. Тр. III конф. физиологии и биохимии растений. Иркутск. — Васильева В. Е., Батыгина Т. Б. (1981). Культивирование *in vitro* зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития. Физиол. раст., 28, 2. — Васильева В. Е., Фрейберг Т. Е., Батыгина Т. Б. (1978). Развитие зародышей пиона в культуре *in vitro*. Тез. докл. VII Всес. симп. по эмбриологии растений. Киев. — Голубинская Е. С. (1970). Культура изолированных зародышей пиона. Тр. I Всес. конф. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». М. — Здруйковская-Рихтер А. И. (1955). Получение семян ранних сортов черешни путем воспитания зародышей на искусственной питательной среде. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 22. — Здруйковская-Рихтер А. И. (1974). Культура изолированных зародышей и некоторые другие приемы выращивания растений *in vitro*. Методическая рекомендация Гос. Никитск. бот. сада. М. — Иоффе М. Д., Жукова Г. Я. (1965). Культура изолированных зародышей покрытосеменных растений на искусственной среде. Бот. ж., 50, 8. — Кантор Т. А. (1959). Сравнительно-эмбриологическое исследование культурного и некоторых диких видов льна. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 6. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ. — Михайлов О. Ф. (1973). Регенерационные свойства и способность к соматическому эмбриогенезу семян покрытосеменных растений. Автореф. докт. дис. Днепрпетровск. — Наумова Т. Н. (1980). Нуцеллярная эмбриония в роде *Sar-*

сососса (*Vixaseae*). Бот. ж., 65, 8. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., Наука. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., Наука. — Уайт Ф. Р. (1949). Культура растительных тканей. М., ИЛ. — Урманцев Ю. А. (1979). Системный подход к проблеме устойчивости растений (на примере исследования зависимости содержания пигментов в листьях фасоли от одновременного действия на нее засухи и засоления). Физиол. раст., 26, 4. — Эзау К. (1980). Анатомия семенных растений. М., Мир. — Яковлев М. С. (1968). Основные задачи в области изучения эмбриогенеза. Материалы Всес. симп. по эмбриологии растений. Киев, Наукова думка. — Яковлев М. С., Иоффе М. Д. (1961). Дальнейшее изучение нового типа эмбриогенеза покрытосеменных. Бот. ж., 46, 10. — Яковлев М. С., Иоффе М. Д. (1965). Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* L. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., Наука. — Батыгина Т. В. (1971). Some peculiar features of macroporogenesis and development of the female gametophyte in wheat. Annal. Univ. et d'Arers, 9: 46. — Батыгина Т. В. (1977). Problems of morphogenesis in vivo and in vitro. Indo-Soviet Symp. «Embryology of crop plants». Abstracts, Leningrad. — Батыгина Т. В., Васильева В. Е. (1981). Experimental study of embryo differentiation in Angiosperms. Acta Bot. Soc. Polon., 1. — Батыгина Т. В., Freiberg T. E., Васильева В. Е. (1977). Development of excised embryos in *Paeonia* species. Indo-Soviet Symp. «Embryology of crop plants». Abstracts, Leningrad. — Бутенко Р. Г. (1971). Cell differentiation in tobacco tissue culture. In: Les cultures de tissus de plantes. Colloq. Int. C. N. R. S., 193. — Haccius B. (1973). Les premiers stades des embryons vegetaux zygotiques et somatiques. Sont-ils differents u non? Bul. Soc. Bot. France. Memoires. — Halperin W. (1970). Embryos from somatic plant cells. In: Control mechanisms in the expression of cellular phenotypes. Symp. Int. Soc. Cell Biol., 9. — Jeffrey E. C. (1895). Polyembryony in *Erythronium americanum*. Ann. Bot., 1895, 9. — Monnier M. (1976). Culture in vitro de l'embryon immature de *Capsella bursa-pastoris* Moench. (1). Rev. Cytol. Biol. Veget., 39, 1. — Murashige T., Skoog F. (1962). A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. Physiol. Plant., 15, 2. — Narayanaswamy S., Norstog K. J. (1964). Plant embryo culture. Bot. rev., 30, 1. — Norstog K. J. (1961). The growth and differentiation of cultured barley embryos. Amer. J. Bot., 48, 10. — Raghavan V. (1976). Experimental embryogenesis in vascular plants. Acad. Press. London (Exp. Bot. Int. Ser. Monogr., 10). — Rappoport J. (1954). In vitro of plant embryos and factors controlling their growth. Bot. Rev., 20, 4. — Reinert J. (1958). Untersuchungen über die Morphogenese an Gewebekulturen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 71, 1. — Reinert J. (1959). Über die Kontrolle der Morphogenese und die Induktion von Adventivembryonen an Gewebekulturen aus Karotten. Planta, 53, 3. — Reinert J. (1973). Aspects of organization-organogenesis and embryogenesis. In: Plant tissue and cell culture. Ed. H. E. Street. — Sanders M. E., Zieburn K. (1963). Artificial culture of embryos. In: Recent advances in embryology of angiosperms. — Steward F. C. (1958). Growth and organized development of cultured cells. III. Interpretation of the growth from free cells to carrot plants. Amer. J. Bot., 45, 10. — Van Overbeek J., Conklin M. E., Blakeslee A. F. (1942). Cultivation in vitro of small *Datura* embryos. Amer. J. Bot., 29, 6. — Yakovlev M. S., Батыгина Т. В. (1977). Possible ways of in vitro morphogenesis in cultivated paeony-embryo. Indo-Soviet Symp. «Embryology of crop plants», Abstracts, Leningrad.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VII 1980.

SUMMARY

The importance of the experimental method of isolated embryo culture for establishing the patterns of embryo differentiation has been shown. A comparative study of the behaviour of embryo of different peony species cultured in vitro allowed us to discover their various morphogenetic potencies. In the course of cultivation of peony embryos 4 pathways of morphogenesis have been established: embryogenesis, embryoidogenesis (somatic embryogenesis), organogenesis (gemmo-, rhizo-, gemmorhizogenesis), and histogenesis. If a plant is considered as a self-regulating system which tends to survive, the morphogenetic potencies can be regarded as the reserves of the species. These reserves are used under extreme conditions when the sexual process (i. e. the normal reproduction process) is disturbed.

The use of different modes of investigation brought us to the conclusion that the «critical stages» took place during embryogenesis of various plant species. One of the most

important critical stages of ontogenesis is the stage which indicates the beginning of relatively self-sufficient life of the embryo. It becomes capable of developing into normal plant without the maternal organism. This stage of embryogenesis is characterised by a number of morphogenetic (size, degrees of differentiation, etc.) and biochemical (hormonal independence, etc.) indices, which are specific for each taxon. The heart-stage of the development of peony embryo (the beginning of differentiation of the cotyledons) appeared to be the stage of self-sufficiency.

УДК (582+577.95+581.5) : 582.738 (571.511)

Ю. П. Кожевников

К СИСТЕМАТИКЕ, БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ БОБОВЫХ (*FABACEAE*) НА ЮГО-ВОСТОКЕ ГОР БЫРРАНГА (ТАЙМЫР). I

YU. P. KOZHEVNIKOV. A CONTRIBUTION TO THE TAXONOMY,
BIOLOGY AND ECOLOGY OF THE *FABACEAE* REPRESENTATIVES
FROM THE SOUTH-EAST OF THE BYRRANGA MTS. (TAIMYR). I

Обсуждаются некоторые общие вопросы генетики популяций бобовых. Сделан вывод о существовании у бобовых самоопыления. Охарактеризованы распространение, экология, состав спутников и вариабельность важных признаков у четырех видов рода *Astragalus* и одного вида рода *Oxytropis*.

В 1980 г., проводя совместно с В. В. Рапотой исследования растительного покрова в горах Бырранга (рис. 1), я был поражен обилием здесь представителей бобовых как по числу видов, так и по их роли в растительном покрове. Район исследований охватил наиболее возвышенную часть системы гор Бырранга с ледником Неожиданным на водоразделе. От ледника наш путь проходил по системе рек Ледяная—Малахай-тари—Бикада—Нгуома почти до Таймырского озера. В схемах районирования, предложенных разными исследователями, эта территория оценивается различно: горные арктические пустыни, которые через узкую полосу обедненных горных арктических тундр в предгорьях переходят в горные арктические тундры, простирающиеся до Таймырского озера (Жандринская, 1970); южная арктическая тундра, сменяющаяся близ Таймырского озера северной субарктической тундрой (Александрова, 1977); типичная тундра (Чернов, Матвеева, 1979). Поскольку сведений о растительном покрове восточной части гор Бырранга до сих пор практически не имелось, то не удивительно, что мнения о зональной принадлежности этой территории расходятся. Мы посвятим особое сообщение вопросу об особенностях растительного покрова данной территории в целом, а здесь отметим только, что, по нашему мнению, наиболее правильной точки зрения о зональной принадлежности этой территории придерживается В. Д. Александрова (1977). Оценка зональной принадлежности любой безлесной территории, как мы считаем, зависит от значимости выбранных критериев.

Изученный нами район расположен между 74°45' и 75°50' с. ш. На этих широтах на Канадском арктическом архипелаге встречаются 7 видов бобовых, в том числе *Lupinus arcticus* (Porsild, 1957), неизвестный в Азии. Многие из них являются там реликтовыми кальцефитами и, вероятно, сохраняются со времени гипситермала благодаря широкому распространению на Канадском архипелаге известняков. Существенной роли в растительном покрове, судя по данным А. Porsild (1957), ни один из них не играет. На этих же широтах в Гренландии бобовые вообще отсутствуют (Böcher et al., 1968).

В восточной части гор Бырранга известняков нет; здесь сплошь распространены кислые магматические породы. Поэтому обилие бобовых



Рис. 1. Горы Бырранга. Вид на северо-западные склоны гор в долину р. Ледяной в 8 км к югу от ледника Неожданного.

На переднем плане низкая надпойменная терраса (с топодомом не цветущего *Oxytropis middenдорффii*). На склоне горы виден торчащий останец (близ него имеется топодом обильно цветущих растений этого же вида). Снимок сделан 12 VII 1980 г.

в данном случае со щелочностью почв не связано. Одним из основных факторов существования бобовых в высоких широтах считается наличие там шмелей, производящих опыление цветков. Бобовые относятся к облигатным энтомофилам. Так, показано, что северная граница распространения бобовых совпадает с пределом распространения шмелей (Панфилов и др., 1960).

Шмели в горах Бырранга не представляют редкости, но все же по сравнению с тем количеством цветков, которое им нужно посетить, их мало. На некоторых участках надпойменных террас на 1 м² можно насчитать несколько сотен соцветий *Astragalus umbellatus* или *Oxytropis middenдорффii*, а еще больше у *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*. Такие участки тянутся, не прерываясь, на сотни метров, а чередуясь с другой растительностью, — на десятки километров. Скопления представителей бобовых обнаруживаются не только на надпойменных террасах, где в период цветения они особенно впечатляют, но и на самых разных элементах рельефа (рис. 2), за исключением верхних частей гор и высоких плато. Кроме бобовых, шмели должны «обслужить» огромное число цветков *Novosiesersia glacialis*, *Pedicularis amoena*, *P. albolabiata*, *Myosotis asiatica* и др.

Во время полярного дня арктические шмели очень активны в любое время суток, если нет дождя и ветра. Низкая температура на их активности сказывается слабо, так как известно, что шмели обладают способностью терморегуляции тела. Даже в ночное время, когда температура воздуха 2—3° С, нам приходилось видеть шмелей, перелетающих реки. Их ночные перелеты свидетельствуют об обширности охватываемой поис-

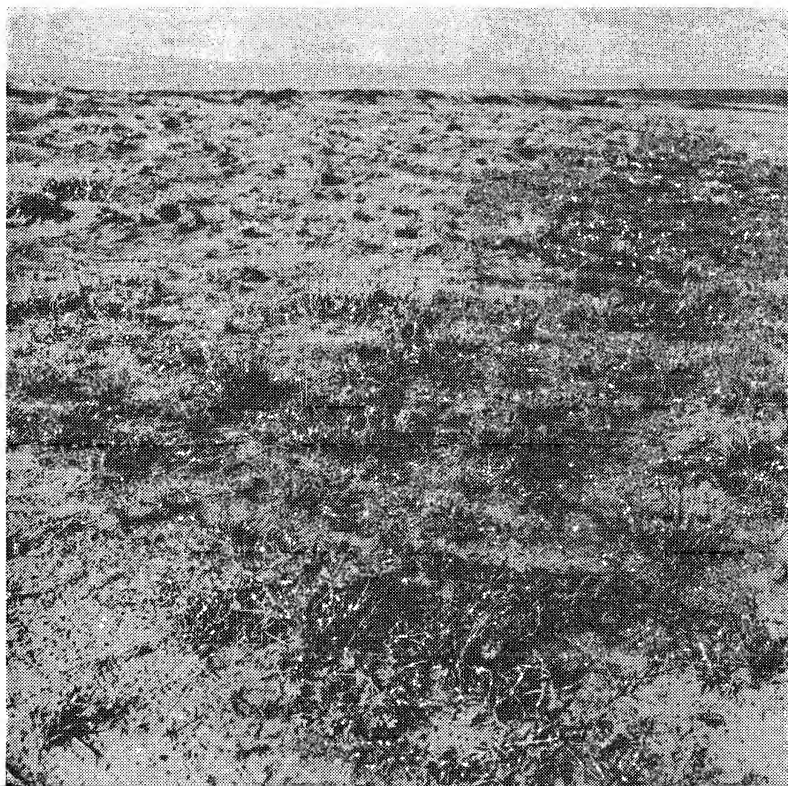


Рис. 2. Облик растительности с обилием бобовых на обширном галечнике р. Малахай-
тари близ устья р. Ледяной.



Рис. 3. Район стационара на р. Бикада в 10 км от Таймырского озера.
На переднем плане бугорковатая тундра с обилием бобовых, особенно *Astragalus umbellatus*.

ком территории и, вероятно, о миграциях. Продолжительность времени их летней активности сокращается на число суток с неблагоприятными погодными условиями (дождь, ветер). Это число составляет в среднем половину периода цветения, т. е. приблизительно 20 суток из 40 — отрезок времени, когда встречаются хотя бы единичные цветущие растения из семейства бобовых.

Цветение бобовых начинается в горах Бырранга в первой декаде июля, когда кругом еще очень много снега. Массовое цветение приходится на период 15—25 июля; позднее цветущие бобовые встречаются редко. В течение 10 суток наиболее интенсивного цветения погода может быть неблагоприятной для шмелей приблизительно в течение 5 суток. К югу от гор, на увалистой равнине (рис. 3) сроки цветения бобовых несколько сдвигаются на вторую половину лета, но и тут остаются весьма сжатыми. Таким образом, насекомые-опылители имеют в своем распоряжении не так уж много времени. Нужно отметить, что шмели «работают» очень быстро. На соцветии они обследуют 2—3 цветка, почти не переставая двигаться, а затем перелетают на соседнее растение. После посещения нескольких соседних растений одной локальной популяции они вылетают за ее пределы и, надо полагать, летят к следующей локальной популяции. Такой способ опыления обеспечивает эффективный поток генов. Характерно, что, опускаясь на цветок одного вида, шмели часто игнорируют цветки другого насекомоопыляемого растения, находящегося здесь же, т. е. не обследуют все подряд на своем пути. Наблюдая за шмелями, опыляющими *Oxytropis nigrescens*, мы ни разу не видели, чтобы шмель посетил цветки *Pedicularis amoena*, растущего рядом. Возможно, что такое поведение шмелей обусловлено взаимной адаптацией насекомого и растения, обеспечивающей благосостояние их популяций.

В верховьях р. Ледяной (рис. 1), где мы работали в течение недели, было встречено меньше 50 шмелей, но около 3 дней из этого времени для насекомых были «нелетными». Мы произвели следующий приблизительный подсчет. Бобовые сосредоточены в этом районе на днище долины и на склонах гор до высоты 100—150 м, т. е. на площади (нами осмотренной) не менее 1 400 000 м² (исходя из расстояния 7 км по долине и 200 м ее поперечного профиля, заселенного бобовыми). Поскольку бобовые на учитываемом пространстве произрастают неповсеместно и с неодинаковой плотностью, мы приняли явно уменьшенную величину — 10 растений на 10 м². В таком случае общее число растений бобовых в данном районе также составляет 1 400 000 и на каждого шмеля (исходя из числа 50 шмелей) приходится 28 тыс. растений на сезон и 1400 растений в сутки (исходя из цифры 20 суток с благоприятной погодой) и около 60 — в 1 ч. Учитывая вышеизложенные наблюдения за поведением шмелей при посещении цветков, последнюю цифру нужно увеличить не менее чем в 2—3 раза, поскольку каждое растение (для того чтобы все цветки в соцветии были перекрестно опылены) должно быть посещено не один раз. Наш подсчет, разумеется, весьма приблизителен, тем более что все учитываемые показатели завышены (число растений бобовых на 10 м², как правило, более 10, а число отмеченных шмелей значительно менее 50).

Нужно, конечно, учитывать и изменения численности шмелей в зависимости от погоды. Лето 1980 г. было холодным, и малое число отмеченных шмелей, вероятно, связано с этим. В сухих тундрах на надпойменных террасах мы часто находили коконы с мертвыми, невылупившимися, но уже полностью сформировавшимися шмелями. Лето 1979 г. (по сообщению В. В. Рапоты) было жарким; температура воздуха достигала 30° С, и, вероятно, шмелей было больше. Однако, как показывает приведенный расчет, от шмелей при опылении только бобовых требуется очень большая «работа». Если исходить из положения об облигатной энтомофилии бобовых, то, судя по их обильному плодоношению, шмели успешно справляются с задачей, возложенной на них природой.

Однако возникает вопрос: только ли перекрестное опыление свойственно бобовым? Облигатная энтомофилия у бобовых установлена путем изоляции соцветий заключением их в марлевые мешочки. Ю. И. Чернов (1980) привел данные по завязыванию плодов бобовых при изоляции соцветий, согласно которым автогамия у этих растений случается очень редко. При этом автор располагал результатами больших выборок по разным видам, за исключением *Oxytropis middendorffii*. Под изоляторами не происходило завязывания плодов у *O. nigrescens*, *O. adamsiana*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, а у *Oxytropis middendorffii* и *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticus* оно, по выражению Чернова, «формировалось случайно». Однако эта случайность может иметь причину. Как указал Р. Левонтин (1978 : 245): «некоторые методы измерения приспособленности имеют скрытые подвохи». При изоляции соцветий марлевыми мешочками цветки не встряхиваются ветром, и это препятствует их самоопылению, если допускать, что оно в той или иной степени вероятно. Левонтин (1978 : 245) указал также, что выборки при изучении даже одного компонента приспособленности (каковым в нашем случае является энтомофилия бобовых) «должны быть гораздо больше, чем думают обычно». Поэтому хотя данные Чернова кажутся убедительными, наши собственные наблюдения приводят к выводу, что автогамия у бобовых как резервный механизм для завязывания плодов широко распространена. То, что северный предел распространения шмелей совпадает с таким же пределом бобовых, вовсе не говорит об абсолютной энтомофилии этих растений в Арктике.

Перекрестное опыление у бобовых — безусловно более важный фактор жизнеспособности их популяций, чем самоопыление. Однако кратковременное самоопыление является фактором поддержания численности и объема популяций, особенно в неблагоприятные годы, что чрезвычайно важно для сохранения их гетерозиготности и эффективности последующего перекрестного опыления. В крупных популяциях перекрестное опыление идет интенсивнее, так как их посещает большее число шмелей, поэтому крупные популяции более гетерозисны, и если какая-то часть растений в них самоопыляется, то для популяции в целом это благоприятно в плане регуляции ее генофонда. О том, что это так, свидетельствуют наблюдения над полиморфизмом в больших и малых тополемах. В малых из них мы находим растения, которые словно вылиты из одной формы, что дает основание допустить сходство их по генотипам, в которых господствуют гомозиготы (а это является косвенным показателем длительной автогамии). Напротив, в обширных тополемах мы, как правило, обнаруживаем полиморфизм по фенотипам, что может быть связано с гетерогенностью локальной популяции.

В верховьях р. Ледяной существует очень четкое, можно сказать, даже жесткое распределение большинства растений по набору имеющихся местообитаний. Это в немалой степени связано с тем, что экологические режимы разных местообитаний существенно различны. Уже незначительное возрастание уровня радиации дает значительный биологический эффект, который выражается в обогащении флористического состава (особенно при включении в набор редких в районе видов), в увеличении покрытия растительностью, в увеличении числа особей определенных видов и их иной биологии. Это приводит к дифференциации популяций. Нам довелось наблюдать, что в то время как на скальных луговинах *Oxytropis middendorffii* массово цвел, на надпойменных террасах и на галечниках у растений этого вида бутоны еще только начинали развиваться (рис. 1). Таким образом, когда скальные популяции уже завершали цветение, у околоречных популяций оно еще только начиналось. Обмен генетическим материалом в такой ситуации не происходит, что ведет к увеличению внутривидовой дифференциации. То же самое было отмечено для разных тополемов *Astragalus umbellatus*, *Oxytropis nigrescens* и других видов.

В некоторых случаях топодемы выглядят гомогенными, но различающимися между собой развитостью растений. Эти различия, скорее всего, являются модификационными. В других случаях топодемы образованы смесью нескольких морф, которые, очевидно, различны по генотипам, т. е. воплощают разные комбинации аллелей одного гена. И то и другое свидетельствует о том, что большинство бобовых, обитающих в изученном районе, испытывают не более жесткое давление среды, чем в условиях субарктики.

Ниже приведен аннотированный перечень представителей сем. *Fabaceae* юго-востока гор Бырранга и прилегающей увалистой равнины. Морфологических особенностей видов мы касались только в той мере, в какой они могут представлять интерес для систематиков, и по возможности пытались увязать эти особенности с биологией и экологией.

Astragalus alpinus L. ssp. *arcticus* Hult. (*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.) (рис. 4, 1). Согласно С. К. Черепанову (личное сообщение), название базионима — *A. arcticus* Bunge, 1869, non Willd. nec Spreng. — является незаконным поздним омонимом, поэтому в комбинации *A. alpinus* ssp. *arcticus* Hult. фамилия Бунге не должна приводиться. Этот астрагал — один из наиболее обычных видов на всей изученной территории. Чаще приурочен к аллювиальным местообитаниям: галечникам, пескам, реже — наилкам с различными луговинами и ивняками, но нередко также на надпойменных террасах в дриадовых тундрах, на скалах по бортам долин и на склонах гор. Хотя он предпочитает несомкнутый растительный покров, но растет и в сомкнутых пышных луговинах на речных террасах и на шлейфах гор. Так, на пригорке на шлейфе горы близ устья р. Ледяной *A. alpinus* ssp. *arcticus* был обилен в красочной луговине (с аспектом цветущей *Polemonium boreale*), включающей *Alopecurus alpinus*, *Androsace septentrionalis*, *Arnica iljinii*, *Artemisia tilesii*, *Astragalus umbellatus*, *Cerastium maximum*, *Myosotis asiatica*, *Oxyria digyna*, *Pachypleurum alpinum*, *Papaver* sp., *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *P. viviparum*, *Potentilla hyparctica*, *P. stipularis*, *Ranunculus turneri*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *Valeriana capitata*; рядом было несколько низких кустов *Salix arctica*.

На влажных песках около пойменных озер и вдоль рек луговины имеют иной состав и облик, но *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus* в них обычен, так же как и на сухих грядках на возвышенной пойме с развеваемыми песками. Особенно обилен этот вид в красочных луговинах с покрытием 80—90 % на закрепленных песках, которые составляют *Armeria maritima* ssp. *arctica*, *Artemisia borealis*, *Cerastium arvense*, *Deschampsia caespitosa* ssp. *brevifolia*, *Draba cinerea*, *Luzula confusa*, *Minuartia rubella*, *M. macrocarpa*, *Myosotis asiatica*, *Papaver pulvinatum*, *Pedicularis verticillata*, *P. villosa*, *Polemonium boreale*, *Polygonum viviparum*, *Sagina intermedia*, *Salix reptans*, *S. nummularia*, *Saxifraga nivalis*, *S. caespitosa*, *S. bronchialis* ssp. *spinulosa*.

На песках развиваются наиболее крупные растения *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, у которых отдельные побеги достигают 20 см, а число цветков в соцветии иногда превышает 15. *A. alpinus* ssp. *arcticus* обладает значительным полиморфизмом, причем межпопуляционный полиморфизм не превышает внутривидового. Размеры листочков в средней части листьев колеблются от 5×2.6 до 40×5 мм. На верхушке листочков выемка имеется или отсутствует. Длина цветков в средней части соцветия варьирует около 13 мм. Длина крыльев обычно превышает длину лодочки на 0.5—2 мм, но в некоторых цветках лодочка равна крыльям. Во «Флоре Центральной Сибири» (1979) сказано, что у *A. alpinus* лодочка равна флагу, но в северных популяциях этого вида флаг значительно длиннее лодочки. Длина чашечки весьма постоянна — 4.5—5 (5.5) мм, но длина ее зубцов варьирует от 1.5 до 2.5 (3.5) мм. Форма зубцов чашечки непостоянна даже в пределах одного соцветия; имеются зубцы линейно-ланцетные и треугольные. Сама чашечка может быть косо- или прямосрезан-

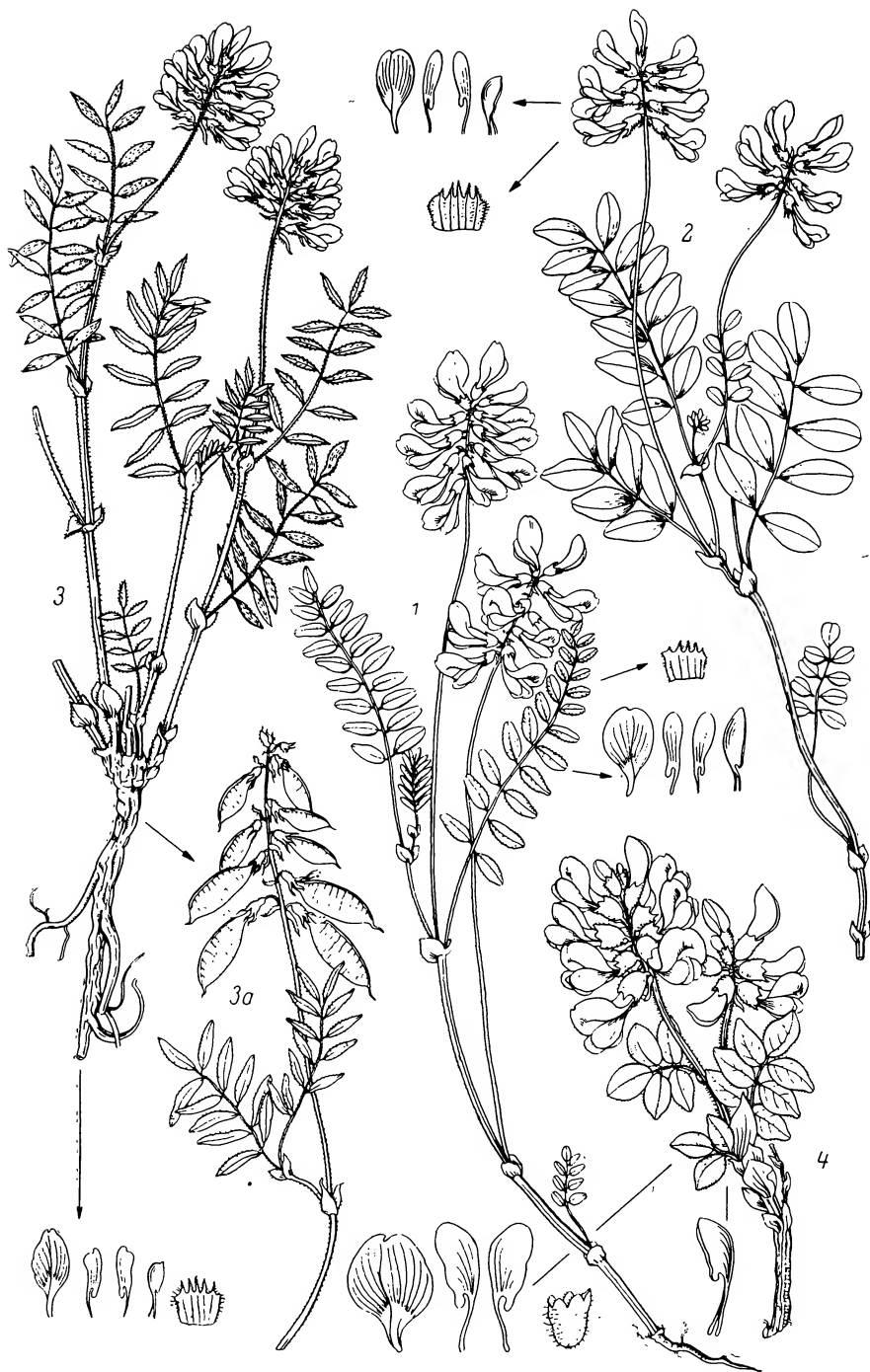


Рис. 4. Общий вид некоторых видов рода *Astragalus* из района Бырранга и части их цветков (ориг.).

1 — *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, 2 — *A. norvegicus*, 3 — *A. richardsonii* (3a — веточка с бобами), 4 — *A. umbellatus*.

ной, цилиндрической или колокольчатой. Особенно примечательны чашечки у растений песков. Они могут быть ширококолокольчатыми, с зубцами, иногда равными длине трубки. Опушение чашечек варьирует мало. Оно довольно рыхлое, и в нем преобладают черные волоски. Верхняя часть флага и лодочки, как правило, окрашена в густо-фиолетовый цвет (один из признаков *ssp. arcticus*). Изредка встречаются локальные популяции, состоящие из альбиносов. Типовой подвид на изученной территории не встречается.

Наличие самоопыления у *A. alpinus* не вызывает сомнений. Это было установлено нами и на Чукотке, где преимущественно распространен типовой подвид. Цветки *A. alpinus* (обоих подвидов) часто совсем не раскрываются, однако, раздвинув лепестки, можно видеть, что лопнувшие пыльники соприкасаются с клейким рыльцем и все внутренние части цветка усыпаны пылью. О самоопылении свидетельствует также факт отсутствия у *A. alpinus* незавязывающихся цветков. Как правило, число цветков в соцветии соответствует числу бобов, причем развиваются бобы практически синхронно.

Astragalus norvegicus Web. (*A. oroboides* Hornem.) (рис. 4, 2). Среди изученных нами бобовых — это наиболее редкий вид. В горах он не встречался, но был обнаружен в месте слияния рек Малахай-тари и Ньюнкараку-тари на I надпойменной террасе последней реки в травяном ивнячке и в луговинах на скате в долину, где в обилии произрастали *Bromopsis pumpehiana* *ssp. arctica*, *Polemonium boreale*, *Ranunculus borealis*, *Taraxacum ceratophorum*, а из других бобовых *Astragalus umbellatus*, *A. alpinus* *ssp. arcticus*, *Hedysarum hedysaroides* *ssp. arcticus*.

Длина цветков у обнаруженных нами образцов *Astragalus norvegicus* 12—14, длина чашечки — 5—6, а ее зубцов — 1.5—2 мм. Опушение на листьях развито скудно, его составляет смесь коротких, полуприжатых, преимущественно вперед направленных волосков. Многочисленные побеги растений в природе были распластаны по субстрату. 31 июля цветение было в самом разгаре. Венчики у этих растений были весьма бледно окрашены.

Astragalus richardsonii Sheld. (рис. 4, 3). Хотя этот вид распространен повсеместно, частота его встречаемости в разных пунктах различалась. В верховьях р. Ледяной, где наиболее суровый местный климат, он был довольно редок. По р. Малахай-тари он обнаруживался постоянно, но вдоль р. Бикады встречался несколько реже. Он обычен на скалах в нижних частях склонов гор, обращенных в широкие долины. Растительность на скалах имеет лоскутный облик, т. е. наряду с участками, почти лишенными растений, имеются участки с разной степенью покрытия вплоть до сплошного задернения и с «ковриками» дриады на ровных каменистых поверхностях без щебня. Совместно с *A. richardsonii* здесь произрастают *Carex rupestris*, *Cerastium beerlingianum*, *Chamerion latifolium*, *Draba hirta*, *D. fladnizensis*, *Dryas octopetala* *ssp. punctata*, *Luzula confusa*, *Melandrium affine*, *Minuartia rubella*, *Novosieversia glacialis*, *Papaver paucistaminum*, *Parrya nudicaulis*, *Rhodiola rosea*, *Salix polaris*, *S. arctica*, *Saxifraga nivalis*, *S. bronchialis* *ssp. spinulosa*, *Taraxacum sibiricum*, *Woodsia glabella*.

Astragalus richardsonii встречается и на богатейших во флористическом отношении луговинах, и по днищам небольших полураспадков с ручьями, где растет среди сомкнутой растительности, составленной мезоморфными травами. Однако более обычен он на галечниковых луговинах со средним покрытием растительности 50%, которую составляют *Artemisia borealis*, *Chamerion latifolium*, *Draba* sp., *D. hirta*, *Dryas octopetala* *ssp. punctata*, *Equisetum variegatum*, *Festuca brachyphylla*, *F. rubra* *ssp. arctica*, *Leymus ajanensis*, *Melandrium affine*, *Minuartia rubella*, *Oxyria digyna*, *Papaver radiculatum*, *Salix reptans*, *Saxifraga oppositifolia*, *Stellaria fischerana*, *S. ciliatosepala* и др. В этих же луговинах очень обычны *Oxytropis middendorffii*, *Astragalus umbellatus* и *A. alpinus* *ssp. arcticus*.

На шлейфах, среди сомкнутой растительности *A. richardsonii* не сеется, но как только выше сплошного ковра растительности появляются выходы коренных пород, появляется и этот вид. *A. richardsonii* обладает значительным полиморфизмом, хотя в общем изучаемая популяция казалась однородной. Рисунок этого вида из Канадского архипелага в книге Porsild (1957) в точности соответствует внешнему облику растений на изученной нами территории.

Опушение листьев у *A. richardsonii* варьирует в зависимости от условий произрастания: густое опушение имеют растения, обитающие на щебнистых склонах гор и на скалах, а редкое опушение характеризует растения пойменных луговин. Размеры листочков колеблются от 6×1.5 до 15×4 мм, что опять же обусловлено средой. Длина чашечки меняется мало, варьируя около 6 мм, с зубцами длиной 1.5—2 мм. А. В. Положий (1960) указала длину чашечки для растений этого вида 7—8 мм, но, по-видимому, она исследовала формы *A. tugarinovii*. Опушение чашечки может быть мохнатым или разреженным, из одних черных волосков или со значительной примесью белых. Средняя длина цветков быррангских растений 10—12 мм. Флаг может быть с выемкой на верхушке или без нее. Особенно примечательно варьирует окраска венчиков. Существуют три формы по окраске венчика, которые встречаются рядом. Однако на каждом растении соцветия составлены цветками только одного цвета, что и говорит об обусловленности этого явления разными сочетаниями аллелей одного гена (доминантной и рецессивной гомозиготами и гетерозиготой). Различия по окраске венчика хорошо уловимы глазом, но обозначить их без шкалы цветов невозможно. Таксономического значения эти различия не имеют, и мы говорим о них только, характеризуя полиморфизм. В общем живые цветки *A. richardsonii* окрашены в слабо-сиреневые и розоватые тона, и спутать этот вид с *A. tugarinovii* трудно, но будучи высушенными цветки теряют окраску и растения трудно отнести к одному из названных видов. Б. А. Юрцев указал (Юрцев, Жукова, 1968), что ножка завязи у *A. richardsonii* имеет длину около 1, а у *A. tugarinovii* — 2 мм и более; соответственно у *A. richardsonii* ножка боба короче чашечки (Porsild, 1957), а у *A. tugarinovii* — длиннее ее (Юрцев, Жукова, 1968). В обследованном нами районе *A. tugarinovii* отсутствует, но в состоянии плодоношения некоторые формы *A. richardsonii* отличаются от первого вида только их основным различительным признаком — длиной ножки боба. Возможно, что их не следует различать в ранге видов, как это и было принято Положий (1960), а считать подвидами, которые определились широкими различиями условий существования: они достаточно дифференцированы, особенно если учитывать концевые формы геоклин. Однако в таксономическую обработку должны быть вовлечены и другие близкородственные виды, в частности американский *A. aboriginum* Richards., к которому очень близок *A. richardsonii* (Porsild, 1957).

Характерно, что созревание плодов у *A. richardsonii* происходит очень разновременно, но в пределах одного соцветия сходно. Таким образом, на одних побегах все цветки находятся в состоянии готовности к опылению, тогда как на других побегах цветки увядают, на третьих — уже формируются бобы, а на четвертых они уже почти зрелые. На отдельных растениях созревание бобов в одной кисти происходит неодновременно.

Молодые бобы опушены светлыми волосками, но по мере их созревания опушение исчезает. Бобы достигают 25 мм длины и 7 мм ширины; с брюшной стороны они выпуклые, но со спинной — почти прямые, т. е. от бобов *A. tugarinovii* по форме они практически не отличаются. Описывая *A. tugarinovii* из Сунтар-Хаята, Юрцев (1968) отметил, что они имеют розоватые или синеvато-белые венчики, что в живом состоянии более характерно для *A. richardsonii*, чем для *A. tugarinovii*, у которого венчики желтовато-белые (верхушка лодочки у обоих видов темно-синяя).

Astragalus umbellatus Bunge (рис. 4, 4). В горах Бырранга этот вид оказался одним из наиболее обычных представителей всей флоры. В таком обилии он, по-видимому, не представлен нигде более. Среди прочих бобовых данного района он имеет самую широкую экологическую амплитуду и его топодемы наиболее обширны.

На надпойменных террасах около 1 м высотой этот вид часто очень обилен в составе пойменных луговин и в низких ивняках (он обычен и в крупных ивняках, представляющих изолированный массив в верховьях р. Ниркайка-тари). На более высоких террасах он обычен в бугристых дриадово-осоково-моховых тундрах с мезофильным разнотравьем, среди которого нередко также *A. alpinus* ssp. *arcticus* и *Oxytropis adamsiana*; обилен также на торфяных отвалах высокого берега реки.

Astragalus umbellatus принимает значительное участие в сложении растительного покрова и на нижних частях склонов гор, особенно обращенных на юг. Под поверхностным слоем камней здесь часто сочится вода, а мелкозем распределен избегающими по склону полосами. Соответственно на таких участках нередко распространены полосчатые тундры с богатым набором видов, включающим *Artemisia furcata*, *Cardamine bellidifolia*, *Cassiope tetragona*, *Draba pilosa*, *D. nivalis*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Eritrichium chamissonis*, *Festuca brachyphylla*, *Lloydia serotina*, *Luzula confusa*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *M. rubella*, *Novosieversia glacialis*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis amoena*, *Poa arctica*, *Polygonum viviparum*, *Potentilla nivea*, *Rhodiola rosea*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. cernua*, *S. flagellaris*, *S. oppositifolia*, *Silene paucifolia*; как большая редкость встречается *Ledum palustre* ssp. *decumbens*; из бобовых здесь обычен еще *Oxytropis nigrescens*.

Обычен *Astragalus umbellatus* и на луговинах у подножья скал-останцов на склонах гор в нижних частях. В таких луговинах покрытие растительности достигает 100%. Видная роль в них принадлежит *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, но в какой-то части луговины дриада может полностью отсутствовать. В состав видов входят *Lloydia serotina*, *Luzula confusa*, *Melandrium affine*, *Novosieversia glacialis*, *Pedicularis hirsuta*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Senecio resedifolius*, *Woodсия glabella*.

В бугорковато-медальонных кустарничково-осоково-моховых тундрах на пологих шлейфах гор *Astragalus umbellatus* растет как в сплошной дернине, так и на голых пятнах. На верхних перегибах шлейфотеррас он обитает в сплошной кассиопово-дриадово-моховой тундре с *Draba pilosa*, *Eritrichium villosum*, *Hierochloë alpina*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Lloydia serotina*, *Luzula nivalis*, *L. confusa*, *Novosieversia glacialis*, *Pedicularis hirsuta*, *Saussurea tilesii*.

Отмечен этот вид и в нивальных тундрах у подножий склонов в долины, растительность которых прерывается большими голыми пятнами сырого опесчаненного мелкозема. Соседями *Astragalus umbellatus* в этих тундрах являются *Arctagrostis arundinacea*, *Artemisia tilesii*, *Deschampsia caespitosa* ssp. *borealis*, *Eritrichium villosum*, *Nardosmia gmelinii*, *Polygonum viviparum*, *Saussurea tilesii*, *Saxifraga caespitosa*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus* и др. Но в нивальных луговинах *Astragalus umbellatus* менее обилен, чем в иных условиях, а в некоторых и вовсе отсутствует. Можно отметить, что другие представители бобовых за исключением *A. alpinus* ssp. *arcticus* еще менее характерны для нивальных условий.

На луговинных верхушках холмов на увалистой равнине *A. umbellatus* соседствует с иными видами: *Alopecurus alpinus*, *Cerastium maximum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Festuca brachyphylla*, *Hierochloë alpina* (часто фоновое), *Luzula confusa*, *Myosotis asiatica*, *Papaver* sp., *Polemonium boreale*, *Potentilla stipularis*, *Ranunculus affinis*, *Salix arctica*, *S. pulchra*, *Valeriana capitata*.

В соответствии с шириной экологической амплитуды *Astragalus umbellatus* обладает существенным полиморфизмом. Размеры листьев варьи-

руют от 8×3 мм на скальных луговинах с доминированием *Dryas octopetala* ssp. *punctata* до 20×15 мм в пойменных травяных ивнячках. Опушение листьев изменяется от шерстистого до едва выраженного. Сами растения, однако, всегда низкие — не более 15 см. Длина чашечки (7—8 мм) варьирует мало, но опушение на ней может быть разной густоты. Обычно оно состоит из черных и белых волосков. Зубцы чашечки у растений из пойменных ивнячков могут быть широкими и не достигать длины 1 мм. Такие растения напоминают *Astragalus frigidus* (L.) A. Gray, но отличаются от него густым опушением бобов из спутанных черных, рыжеватых и белых волосков. *A. frigidus* на изученной территории не встречается, т. е. он не распространяется так далеко на север.

Подземные побеги у *A. umbellatus* достигают длины 10 см на скальных луговинах и 20 см на приречных песках. Они свидетельствуют о большой роли в топодемах этого вида вегетативного размножения. Клоны занимают площадь до нескольких квадратных метров и существуют, по-видимому, очень долго, но растения утрачивают связь друг с другом быстро. Некоторые мелкие топодемы, вероятно, состоят из растений одного клона, поскольку они абсолютно сходны даже по тем признакам (не имеющим таксономического значения), которые присущи только данной группе растений, например определенный индекс листочка. Если это так, то остается непонятным, почему здесь не вырастают растения с иным генотипом в результате перекрестного опыления. Семена с клоновых особей в некоторых условиях, например из пойменных ивнячков, не могут распространяться далеко. Объяснение, возможно, кроется в низкой жизнеспособности ювенильных растений, что наводит на размышления об автогамии.

Oxytropis adamsiana (Trautv.) Jurtz. В горах Бырранга этот вид не встречается, но обильно представлен в 15—20 км от них к югу. Вдоль р. Бикада в 20 км от ее устья он обилён на высокой надпойменной террасе в составе дриадово-ивнячковой и дриадовой тундры на песках. В данном месте река делает большую излучину, которая огибает участок площадью в несколько десятков квадратных километров с плоскими увалами с песками. Местами пески развеваются, но большей частью закреплены. Увалы выходят к реке в виде высокой надпойменной террасы, вскоре сменяющейся низкой. Многие увалы оканчиваются у реки торфяными обрывами высотой около 3 м, обрушивающимися под действием паводкового подмыва. *O. adamsiana* массово произрастает и на торфяных отвалах.

Наиболее возвышенные части увалов заняты монотонными сухими бугорковатыми дриадовыми тундрами с полигональной трещиноватостью. Субстрат представляет гумусированный песок. Покров растительности достигает 95%, мхов мало. Бобовые здесь представлены *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *A. richardsonii*, *Oxytropis adamsiana*, *O. nigrescens*. Очень обычны *Alopecurus alpinus*, *Carex rupestris*, *Kobresia myosuroides*, *K. sibirica*, *Luzula confusa*, *Papaver pulvinatum*, *Pedicularis amoena*, *Polygonum viviparum*, *Salix nummularia*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *junstonii*; более редки *Antennaria villifera*, *Armeria maritima* ssp. *arctica*, *Artemisia borealis*, *Cassiope tetragona*, *Deschampsia caespitosa* ssp. *borealis*, *Festuca brachyphylla*, *Minuartia arctica*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis capitata*, *P. villosa*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *Saxifraga nelsoniana*, *S. nivalis*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*; рассеяны мелкие кусты *Salix lanata* ssp. *richardsonii* и *S. reptans*. Этот состав видов с очень слабым варьированием повторяется на разных возвышенных участках в районе излучины. В других местах *Oxytropis adamsiana* не растёт. Его местная популяция очень четко связана с распространением поверхностных песков, который вымыт из моренных отложений в горах и предгорьях. Южнее, в горах Путорана, этот вид является типично горным.

Данное местонахождение — самое северное в Сибири и значительно оторвано от остальной части ареала этого вида, насколько об этом можно судить по карте в работе Юрцева (1959). Местная популяция *O. adam-*

siana составлена из многих локальных популяций, между которыми несомненно происходит скрещивание с помощью шмелей. В каждой локальной популяции наблюдается значительный габитуальный полиморфизм растений. Высота цветочных стрелок колеблется от 6 до 19 см, их число — от 1 до 5, число цветков на них — от 6 до 20, размеры листочков — от 4×1.8 до 14×5 мм. Самые мелкие экземпляры (если допустить, что мы не видели остальных), почти неотличимы от *O. arctica* R. Вг., хотя в общем эти виды хорошо различаются. Бикадские растения *O. adamsiana* выглядят менее развитыми, чем путоранские, что объясняется различными условиями произрастания на разных широтах.

1 VIII 1980 г. многие растения еще цвели, тогда как другие бобовые в местах произрастания *O. adamsiana* были уже в стадии плодоношения. Примечательно, что у некоторых нижних цветков в соцветиях не развились венчики, хотя андроцей и гинецей были нормальными.

Судя по прошлогодним стрелкам, плодоношение у бикадских растений *O. adamsiana* было успешным, но по-видимому, это случается не каждый год. В 1979 г. лето на Таймыре было жаркое, и поэтому в 1980 г. мы встретили много прошлогодних бобов, но почти не встретили нынешних зачатков бобов, так как лето было холодное.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1977). Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Комаровские чтения, 24. Л., Наука. — Жандринская Н. Г. (1970). Почвы и растительность. В кн.: Таймыро-Североземельская область. Л., Гидрометеониздат. — Левонтин Р. (1978). Генетические основы эволюции. М., Мир. — Панфилов Д. В., Шамурин В. Ф., Юрцев Б. А. (1960). О сопряженном распространении шмелей и бобовых в Арктике. Бюл. МОИП, отд. биол., 15, 3. — Положий А. В. (1960). Бобовые. В кн.: Флора Красноярского края, 6. Томск. — Флора Центральной Сибири. (1979). Т. 2. Новосибирск, Наука. — Чернов Ю. И. (1980). Жизнь тундры. М., Мысль. — Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. (1979). Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., Наука. — Юрцев Б. А. (1959). Материалы к систематике арктических остролодочников. Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 19. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Л., Наука. — Юрцев Б. А., Жукова П. Г. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC. Северо-Востока СССР). Бот. ж., 53, 11. — Böcher T. W., Holmen K., Jakobsen K. (1968). The flora of Greenland. Copenhagen. — Porsild A. E. (1957). Illustrated flora of the Canadian arctic archipelago. Ottawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 XII 1980.

S U M M A R Y

The Southeastern part of the Byrranga Mts. and the adjacent rolling plain are abundant with the pea family representatives notwithstanding rigorous climate in the latitude of 75° N. Observations and calculation prove that some members of pea family are considerably autogamic, though the main mode of pollination for them is the cross pollination. Most species are considerably polymorphic. The frequency of occurrence, the habitats, the companion species, and variability of important features of 4 *Astragalus* and 1 *Oxytropis* species have been described. The locality of the last species — *O. adamsiana* — is considerably torn off from the main area of its distribution. The minute plants of this species are hardly distinguishable from that of *O. arctica*, which proves their close affinity. As to *Astragalus* species only *A. norvegicus* is rare, whereas other species are quite common.

УДК 581.9 : 582.865 : 633.2.033 : 58.006

Т. И. Васильченко

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *DAPHNE SNEORUM*
(*THYMELAEACEAE*) В УСЛОВИЯХ ПАСТБИЩНОГО
И ЗАПОВЕДНОГО РЕЖИМОВ

T. I. VASILCHENKO. THE COENOPULATION OF *DAPHNE*
SNEORUM (*THYMELAEACEAE*) UNDER CONDITIONS OF PASTURE
AND RESERVATION REGIMES

Изучены ценопопуляции *Daphne sneorum* (*D. julia*), растущей на меловых склонах Верхнего Поосколья в четырех основных ассоциациях. Установлено влияние заповедного и пастбищного режимов на численность особей в ценопопуляциях, на разнородную изменчивость их возрастного состава. Выяснено, что в зависимости от степени влияния заповедного и пастбищного режимов формируются регрессивные и нормальные ценопопуляции разных классов.

Необходимость ценопопуляционного анализа при изучении динамических процессов в растительных сообществах убедительно доказана исследованиями Т. А. Работнова (1966, 1969, 1973, 1975), А. А. Уранова (1975, 1977) и его учеников. Рассматривая ценопопуляцию как этап популяционного потока, Уранов (1975) считает, что она характеризуется определенным энергетическим уровнем, который подвержен существенным изменениям, связанным с прохождением конкретного отрезка большого жизненного цикла ценопопуляции, а также и с экологическими условиями.

Антропогенное влияние, в частности такое его проявление, как пастбищная дигрессия, а также полное его исключение при заповедании являются мощными факторами воздействия на состав ценопопуляций (Трулевич, 1960; Голубева, 1964, 1965; Жукова, 1968; Борисова, Попова, 1972; Григорьева, 1974; Воронцова, Жукова, 1976; Васильченко, 1976, 1977, 1979; Горшкова, Гриднева, 1977).

Изучение возрастного состава реликтовых растений в разных условиях позволяет выяснить перспективы развития ценопопуляций и разработать мероприятия по их охране.

Исследование ценопопуляций *Daphne sneorum* проводилось в урочище Баркаловка Центрально-Черноземного заповедника в 1976—1978 гг.

Daphne sneorum, растущая на меловых склонах Верхне-Оскольского реликтового района, входит в состав кальцефитно-степных травяно-кустарничковых сообществ (Барабаш, Голицын, 1962; Голицын, 1965). В урочище Баркаловка *D. sneorum* встречается в 4 основных ассоциациях: в овсецово-дафново-низкоосоковой (*Helictotrichon desertorum* — *Daphne sneorum* — *Carex humilis*), в перистоковыльно-дафново-низкоосоковой (*Stipa pennata* — *Daphne sneorum* — *Carex humilis*), в тырсово-дафново-низкоосоковой (*Stipa capillata* — *Daphne sneorum* — *Carex humilis*), в дафново-низкоосоковой (*Daphne sneorum* — *Carex humilis*). Именно в этих ассоциациях и проводили изучение ценопопуляций *Daphne sneorum*, в которых для выяснения степени влияния заповедного и пастбищного режимов было выделено 5 вариантов.

Первый вариант (ПД-7) — участки ассоциаций характеризуются сильным влиянием выпаса (ПД — пастбищная дигрессия по экологическим шкалам Л. Г. Раменского и др., 1956), общее проективное покрытие в разных ассоциациях колеблется от 30 до 40%, проективное покрытие *D. sneorum* — от 0.5 до 1.5%.

Второй вариант (ПД-5—6) — участки ассоциаций находятся в зоне постоянного умеренно сильного влияния выпаса, где в последние годы в связи с выпасом овец интенсивность пастбищной дигрессии возросла, общее проективное покрытие в этих условиях изменяется от 55 до 65%, проективное покрытие *D. sneorum* — от 5 до 7%.

Третий вариант (З-I) — участки ассоциаций с умеренным влиянием заповедности (моховой покров 3—5 см, ветоши в составе травостоя 15—20%), общее проективное покрытие — 75—100, проективное покрытие *D. sneorum* — 15—25% (исходное состояние в год заповедания — 7 ступень ПД).

Четвертый вариант (З-II) — участки ассоциаций в нижних частях склонов с сильным влиянием заповедного режима (моховый покров — 7 см, ветоши в составе травостоя 30—45%), общее проективное покрытие — 100, проективное покрытие *D. sneorum* — от 0.5—2.5% (исходное состояние — 5 ступень ПД). При сильном влиянии заповедного режима происходит не только более интенсивное накопление ветоши, но и начинаются сукцессионные изменения фитоценозов, оказывающие отрицательное воздействие на ценопопуляции *D. sneorum*. В условиях умеренного влияния заповедного режима все эти процессы, неблагоприятные для ценопопуляций дафны, проявляются пока в незначительной степени.

Пятый вариант (З-III) — участки ассоциаций на зарастающих осынях, образовавшихся в результате чрезмерного выпаса и почти полного разрушения коренных ассоциаций (исходное состояние — 8—9 ступень ПД, полусбой, а местами полный сбой растительного покрова). Таким образом, все варианты на заповедных участках (З-I, З-II, З-III) находились до момента учета возрастного состава ценопопуляций дафны одинаковое число лет в условиях абсолютной заповедности, но отличались разным исходным состоянием, которое было учтено в год введения заповедного режима (в 1969 г.).

В первых двух ассоциациях для сравнения было взято по 5 вариантов, в третьей ассоциации — 3 варианта, в четвертой — 2 (табл. 1).

Учет возрастных состояний проводился на площадках 0.5 м² в 50-кратной повторности. На пастбище в условиях неравномерного распределения особей *D. sneorum*, а также при небольшом ее проективном покрытии повторность была 100-кратная.

Для ценопопуляции *D. sneorum* обычна прерывистая инспермация, которая связана с периодичностью плодоношения (Васильченко, 1977). Особенно обильное плодоношение дафны наблюдалось в 1975 г., вследствие этого осенью 1975 и весной 1976 г. появились многочисленные всходы и проростки во всех вариантах, однако судьба их в дальнейшем была различной. По результатам сравнительного учета 1978 г. выяснилось, что участие особей прегенеративного периода отличается по вариантам. Весьма значительны также различия в численности особей на единицу площади и в других показателях.

Оптимальным вариантом в экологическом (пастбищном и демулационном) ряду ценопопуляций во всех четырех ассоциациях следует считать вариант с умеренным влиянием заповедности (З-I). Полное исключение выпаса в течение 10 лет привело к повышению жизненности дафны, к разрастанию ее кустов. В исходном состоянии до заповедания эти участки находились под сильным влиянием пастбищной дигрессии (ПД-7), оказывающей угнетающее действие на злаки и другие конкурентные для дафны виды. Именно в этих условиях ценопопуляции *D. sneorum* в первые годы заповедания получили оптимальные возможности для своего развития.

ТАБЛИЦА 1

Численность возрастных групп в ценопопуляциях *Daphne seneorum* в условиях разных режимов

Название ассоциации	Режим участков	Проективное покрытие, %		Общая численность <i>D. seneorum</i> на 0.5 м ²	Средняя численность возрастных групп на 0.5 м ²							Индекс возрастности
		общее	<i>Daphne seneorum</i>		p	j	v	g ¹	g ²	g ³	s	
Овсцово-дафново-низкоосоковая	ПД-7	35	1.5	2.44	—	0.04	0.4	0.1	0.2	1.1	0.6	0.623
	ПД-5—6	55	7.0	6.7	0.4	1.1	2.5	0.4	0.6	1.4	0.3	0.287
	З-І	100	20.0	3.5	0.1	0.1	0.3	0.8	1.2	0.8	0.2	0.466
	З-II	100	2.5	1.9	—	—	—	0.1	0.4	1.0	0.4	0.700
	З-III	75	15.0	12.4	0.8	4.6	3.5	1.3	0.4	1.5	0.3	0.198
Перистоковыльно-дафново-низкоосоковая	ПД-7	40	1.0	0.55	—	0.03	0.13	0.02	0.04	0.3	0.03	0.525
	ПД-5—6	65	6.0	6.0	0.3	1.4	2.0	0.3	0.5	1.2	0.3	0.293
	З-І	100	25.0	4.7	0.1	0.1	0.6	1.3	1.5	1.0	0.1	0.426
	З-II	100	0.5	2.23	—	—	—	0.03	0.5	1.3	0.4	0.713
	З-III	50	1.5	6.1	0.9	1.1	1.3	0.7	0.8	0.9	0.4	0.297
Тырсово-дафново-низкоосоковая	ПД-7	30	0.5	0.31	—	0.01	0.05	0.01	0.07	0.15	0.02	0.554
	ПД-5—6	55	5.0	6.2	1.0	1.0	1.3	0.3	0.8	1.3	0.5	0.324
	З-І	75	15.0	4.65	—	0.3	0.2	1.0	1.5	1.6	0.05	0.488
Дафново-низкоосоковая	ПД-5—6	65	6.0	7.8	0.6	1.7	2.8	0.4	0.8	1.4	0.1	0.268
	З-І	100	20.0	4.0	0.4	0.6	0.3	0.6	1.0	0.8	0.3	0.390

Примечание. Возрастные группы: p — проростки, j — ювенильная, v — виргинильная (молодые и взрослые вегетативные), g¹ — молодая генеративная, g² — средневозрастная генеративная, g³ — старая генеративная, s — сенильная.

Ценопопуляции в условиях умеренного влияния заповедного режима (З-І) во всех четырех ассоциациях отличаются средней численностью особей, которая сочетается с наиболее пышным развитием (проективное покрытие 15—25%), что еще раз подтверждает положение Уранова (1960) о корреляции наивысшего жизненного состояния ценопопуляции со средней численностью особей (табл. 1). Средние величины в табл. 1 достоверны на 95%-м уровне. В этих условиях в возрастном спектре преобладает средневозрастная генеративная группа особей. Максимум во всех графиках, отражающих возрастной спектр, приходится на g² и только в тырсово-дафново-низкоосоковой ассоциации он смещается на g³, но и в этой ценопопуляции содержание средневозрастных генеративных особей остается высоким (рис. 1, в). Индекс возрастности¹ в варианте З-І в основном выше 0.4, исключение составляет дафново-низкоосоковая ассоциация, где индекс возрастности лишь приближается к 0.4 ($\Delta=0.390$). Все это свидетельствует о высокой жизненности ценопопуляций в условиях умеренного влияния заповедного режима.

В условиях пастбищного использования при ПД-5—6 по сравнению с вариантом З-І значительно уменьшаются общее проективное покрытие и проективное покрытие дафны, численность возрастает. Повышение численности при ухудшении условий произрастания отмечали Работнов (19506), Трулевич (1960) и др. Оно происходит за счет молодых особей, что связано с увеличением площади в результате сокращения числа генеративных особей и снижения их жизненности (Работнов, 1969). Следует отметить, что в ценопопуляциях в этих условиях происходит накопление виргинильных особей, так как пастбищная дигрессия способствует более быстрому развитию на начальных этапах большого жизненного цикла *D. seneorum*. Переход из ювенильного состояния в виргинильное, к кото-

¹ Индекс возрастности определялся по формуле Уранова (1975) $\Delta = \sum k_i m_i / \sum k_i$, где m_i — возрастность особи, рассчитанная по шкале Уранова (1975); k_i — численность возрастной группы. Уранов отмечал, что приближение индекса возрастности к 0.5 свидетельствует о наивысшем воздействии ценопопуляции на среду.

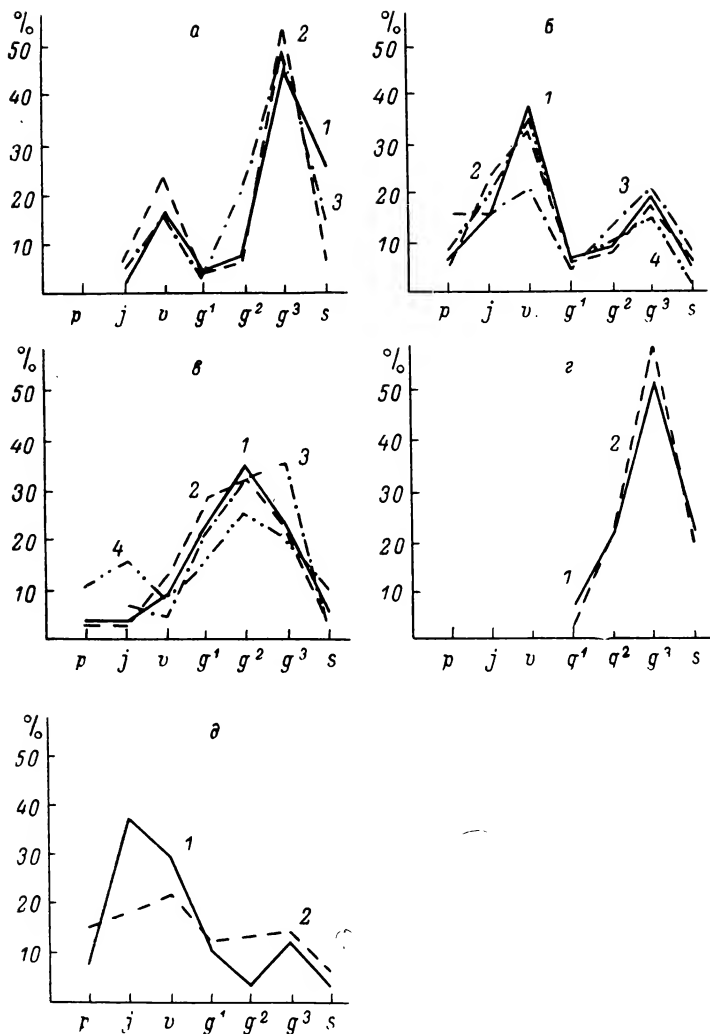


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *Daphne stenocephala* в условиях разных режимов.

а — сильное влияние пастбищной дигрессии (ПД-7), б — умеренно сильное влияние пастбищной дигрессии (ПД-5—6), в — умеренное влияние заповедного режима (З-1), г — сильное влияние заповедного режима (З-II), д — зарастающие осыши в условиях заповедника (З-III). Ассоциации: 1 — овсцово-дафново-низкоосоковая, 2 — перистоковыльно-низкоосоковая, 3 — тырсово-дафново-низкоосоковая, 4 — дафново-низкоосоковая.

По оси абсцисс — возрастные группы; по оси ординат — число особей, %.

рому относятся молодые и взрослые вегетативные растения, характеризующийся сменой типа ветвления (моноподиального на симподиальное) и началом формирования первичного куста, происходит более интенсивно, однако затем темпы замедляются, т. е. переход в молодое генеративное состояние взрослых вегетативных особей задерживается из-за того, что в подземных органах у них не успевает накопиться достаточного количества питательных веществ для образования генеративных органов. В связи с этим число молодых генеративных особей в 2—4 раза меньше по сравнению с заповедным режимом З-1. Среди особей генеративного периода преобладает группа старых генеративных. Спектр ценопопуляции в пастбищных условиях имеет вид двувершинной кривой с двумя максимумами — v и g^3 (рис. 1, б). Индекс возрастности значительно ниже, чем в условиях заповедного режима З-1.

При сильной пастбищной дигрессии (ПД-7) резко сокращается число особей в ценопопуляциях, уменьшаются общее проективное покрытие и

проективное покрытие дафны (до 1.5—0.5%). Особенно резко снижается численность на участках, находящихся в этих условиях длительное время. Различно и пространственное распределение. В овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации распределение скоплений — ценопопуляционных локусов — более или менее равномерное, особи имеют невысокую жизнеспособность — это в основном старые генеративные и сенильные особи.

В перистоковыльно-дафново-низкоосоковой и тырсово-дафново-низкоосоковой ассоциациях распределение скоплений дафны крайне неравномерное. В составе ценопопуляционных локусов одна треть из числа старых генеративных особей представлена системами парциальных кустов; в которых были найдены проростки, ювенильные, виргинильные и молодые генеративные растения семенного происхождения. Очень редко на пастбищах встречаются мощные средневозрастные генеративные особи семенного происхождения (диаметр куста — 50 см) в окружении старых генеративных и сенильных растений, представляющих собой остатки состарившегося клона. Скопления, основу в которых образуют полицентрические особи (системы парциальных кустов), достигают размеров 70×100 см. В них можно обнаружить в угнетенном состоянии почти все виды коренной растительной группировки, находящие убежище среди ядовитых побегов дафны, непоедаемой скотом. Их сохранности также способствует и то, что крупный рогатый скот обходит скопления *D. sneorum*, однако в последнее время замечено, что при интенсивном выпасе овец и эти скопления начинают испытывать признаки угнетения.

Все это проливает свет на противоречивые сведения о влиянии выпаса на дафну, которые сводятся к тому, что дафна угнетается выпасом и в то же время именно на пастбище встречаются особенно крупные ее кусты (Гроссет, 1927; Козо-Полянский, 1927а, б; Комаров, 1928; Попов, 1938; Барабаш, Голицын, 1962; Виноградов, Голицын, 1963). Во всех указанных случаях речь идет, по-видимому, о ценопопуляционных локусах разной структуры, имеющих вид кустов-колоний или одиночных мощных особей, развившихся на месте клона и под его защитой. Именно этим объясняется наличие изредка встречающихся крупных кустов на меловых обнажениях, образовавшихся в результате чрезмерного выпаса (ПД-8—9). Такие кусты и скопления являются центрами расселения при снижении интенсивности выпаса.

Все исследованные ценопопуляции в условиях сильного влияния пастбищной дигрессии (ПД-7) имеют двувершинные возрастные спектры с максимумом на g^3 (рис. 1, а). Индекс возрастности превышает 0.5. По классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой (1969), такие ценопопуляции можно определить как стареющие нормальные. Таково влияние на ценопопуляции пастбищной дигрессии.

Заповедный режим в условиях сильного влияния заповедности (З-II) также оказывает явное угнетающее действие на ценопопуляции дафны. Участки З-II в год заповедания (1969) находились на 5 ступени ПД, т. е. в относительно хорошем состоянии, проективное покрытие дафны составляло 7—9%. Исключение выпаса на участках ассоциаций в нижних частях склонов привело к особенно сильному разрастанию злаков и мохового покрова и резкому уменьшению проективного покрытия дафны. Злаки, в которых ветошь составила более 50%, налегали на кусты дафны и придавали их. Численность ценопопуляций дафны в таких условиях невелика. В возрастном спектре преобладали старые генеративные растения, совершенно отсутствовали особи прегенеративного периода в овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации, а в перистоковыльно-дафново-низкоосоковой были найдены лишь единичные вегетативные растения; индекс возрастности ценопопуляций равнялся 0.700 и 0.713. В отличие от нормальных зрелых ценопопуляций в условиях умеренного влияния заповедного режима (З-I) ценопопуляции на участках с сильным влиянием заповедного режима (З-II) можно определить как регрессивные. В этих ценопопуляциях молодое семенное потомство, которое появилось

в 1976—1977 гг., полностью погибло. Возрастные спектры в данных условиях всегда одновершинны с максимумом на g^3 (рис. 1, 2).

В условиях заповедного режима на зарастающих осыпях сформировались молодые нормальные ценопопуляции. В 1969 г. осыпи представляли собой эрозионные пятна — меловые обнажения, где из-за выпаса были почти полностью уничтожены почвенный и растительный покровы. Особенно интенсивно шло восстановление в овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации. В исходном состоянии на эрозионных пятнах в этой ассоциации сохранились ценопопуляционные локусы-скопления дафны, осоки низкой и других видов. В результате десятилетнего заповедного режима произошло почти полное восстановление ассоциации. Проективное покрытие дафны в 1978 г. составило 15, общее проективное покрытие — 75%. Особи дафны во всех возрастных состояниях отличались хорошим развитием. В ценопопуляции *D. sneorum* преобладала молодая часть спектра, график двувершинный. Темпы развития ценопопуляции были достаточно высоки, о чем свидетельствует большая численность особей молодого генеративного возраста.

Заращение эрозионных пятен в перистоковыльно-дафново-низкоосоковой ассоциации шло несколько медленнее, что связано с катастрофическим исходным состоянием. В составе этой ассоциации ценопопуляционные локусы *D. sneorum* были почти уничтожены, оставались лишь одиночные сильно угнетенные особи, однако и в этих условиях отмечался довольно быстрый темп развития ценопопуляции. Индекс возрастного состояния ценопопуляций невысок и составил 0.198 и 0.297, их можно определить как молодые, нормально развивающиеся.

Возрастной спектр ценопопуляций *D. sneorum* изменяется по годам. Сравнивая материалы исследования ценопопуляции в овсецово-дафново-разнотравной ассоциации в условиях умеренного влияния заповедного режима (З-1) и умеренно сильной пастбищной дигрессии (ПД-5—6) в 1976—1978 гг., можно отметить следующее.

В условиях пастбищного режима (ПД-5—6) после обильного плодоношения 1975 г. наблюдалась высокая численность особей (табл. 2) в 1976 и в 1977 гг., которая была связана с появлением всходов, проростков и ювенильных растений. В течение 3 лет максимум перемещается с проростков на ювенильную и затем на виргинильную возрастные группы (рис. 2, а). На третий год зафиксировано значительное снижение общей численности за счет отмирания проростков и ювенильных растений. В то же время численность генеративных растений, особенно средневозрастной генеративной группы, оставалась стабильной, лишь незначительно увеличилось число молодых генеративных особей за счет перехода взрослых вегетативных растений в генеративное состояние. Взрослые вегетативные особи в этом отношении составляли довольно значительный по-

ТАБЛИЦА 2

Разногодичная изменчивость возрастного состава ценопопуляции *Daphne sneorum* в овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации в условиях разных режимов

Режим участков	Год	Средняя численность возрастных групп на 0.5 м ²							Общая численность в среднем на 0.5 м ²
		p	j	v	g ¹	g ²	g ³	s	
Умеренно сильное влияние пастбищной дигрессии (ПД-5—6)	1976	8.6	4.7	1.3	0.2	0.6	1.4	0.4	17.2
	1977	1.5	10.4	3.2	0.2	0.6	1.4	0.2	17.5
	1978	0.4	1.1	2.5	0.4	0.6	1.4	0.3	6.7
Умеренное влияние заповедного режима (З-1)	1976	3.8	1.3	0.7	0.2	1.2	0.8	0.2	8.2
	1977	0.5	3.3	0.4	0.8	1.2	0.8	0.1	7.1
	1978	0.1	0.1	0.3	0.8	1.2	0.8	0.2	3.5

Примечание. Средние величины достоверны на 95%-ном доверительном уровне.

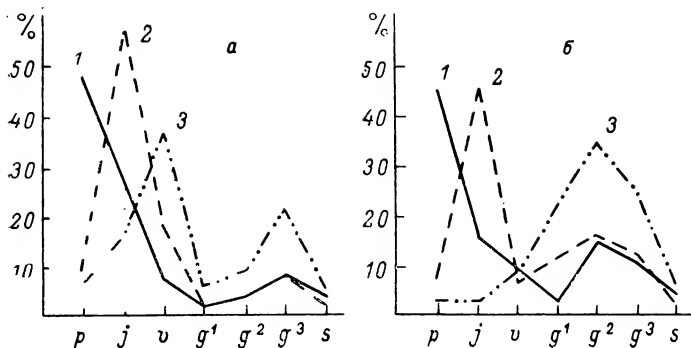


Рис. 2. Разногодичная изменчивость возрастного состава ценопопуляций *Daphne sneorum* в овсецово-дафново-низкоосоковой ассоциации.

a — умеренно сильное влияние пастбищной дигрессии, *б* — умеренное влияние заповедного режима.
Годы: 1 — 1976, 2 — 1977, 3 — 1978.
Обозначения на осях те же, что на рис. 1.

тенциальный резерв. Небольшие изменения произошли в группе сенильных растений.

В условиях заповедника 3-I также отмечали сокращение общей численности за счет особей прегенеративного периода. В первые годы наблюдений спектр имел двувершинный характер с максимумами, перемещавшимися с проростков (1976 г.) на ювенильную возрастную группу (1977 г.). В 1978 г. график, отражающий возрастной спектр, становится одновершинным с максимумом на g^2 (рис. 2, б). И в этих условиях наблюдали постоянство численности средневозрастной генеративной и старой возрастной групп. На второй год наблюдений заметно увеличилось только число молодых генеративных особей — с 0.2 (в 1976 г.) до 0.8 (в 1977 г.), что связано с переходом взрослых вегетативных особей в генеративное состояние. Однако в 1978 г. большинство молодых генеративных особей не цвело, у них наблюдалась пролификация смешанных почек с образованием аномальных цветоносных побегов как следствие угнетающего действия возрастающей густоты травостоя и накопления ветоши. Обильное плодоношение 1975 г. не оказало сколько-нибудь заметного влияния на ценопопуляцию. Ювенильные особи почти все погибли, и пополнение виргинильных особей в 1978 г. не произошло, даже несколько снизилась их абсолютная численность. Такова разногодичная изменчивость возрастного состава ценопопуляций в условиях пастбищного и заповедного режимов.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Оптимальным условиям ценопопуляции *Daphne sneorum* соответствует умеренное влияние заповедного режима, при котором формируются зрелые нормальные ценопопуляции с максимумом в возрастном спектре в средневозрастной генеративной группе.

2. При сильном влиянии заповедного режима со значительным накоплением ветоши и разрастанием злаков ценопопуляции *D. sneorum* испытывают явное угнетение и могут быть определены как регрессивные.

3. На эрозионных пятнах (осыпях) в условиях заповедного режима образуются молодые нормальные ценопопуляции, которые отличаются высокими темпами развития.

4. Пастбищный режим при умеренно сильной пастбищной дигрессии способствует накоплению виргинильных (взрослых вегетативных) и старых генеративных особей, что свидетельствует о замедлении темпов развития ценопопуляции. Ценопопуляции определяются как молодые нормальные.

5. В условиях сильной пастбищной дигрессии (ПД-7) ценопопуляции становятся стареющими нормальными. В возрастном спектре преобладают старые генеративные особи.

Барабаш Г. И., Голицын С. В. (1962). К характеристике травяно-кустарничковых группировок с *Daphne julia* K.-Pol. Бот. ж., 47, 12. — Б о р и с о в а И. В., П о п о в а Т. А. (1972). Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана. Бот. ж., 57, 7. — В а с и л ь ч е н к о Т. И. (1976). Современное состояние местонахождения *Betula humilis* var. *cretacea* Litv. на меловых отложениях в Курской области. Бот. ж., 61, 10. — В а с и л ь ч е н к о Т. И. (1977). Морфогенез *Daphne julia* K.-Pol. (*Thymelaeaceae*) в условиях пастбищного и заповедного режимов. Бот. ж., 62, 11. — В а с и л ь ч е н к о Т. И. (1979). Влияние выпаса на ценопопуляции горичника весеннего на степных меловых склонах в Курской области. Раст. ресурсы, 15, 2. — В и н о г р а д о в Н. П., Г о л и ц ы н С. В. (1963). К истории сниженных альп Средне-Русской возвышенности. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — В о р о н ц о в а Л. И., Ж у к о в а Л. А. (1976). Биоморфологические особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнодерновинных злаков. В кн.: Ценопопуляции растений. М., Наука. — Г о л и ц ы н С. В. (1965). Сниженные альпы и меловые ископники Средне-Русской возвышенности. Автореф. канд. дис. Воронеж. — Г о л у б е в а И. В. (1964). Возрастной состав и динамика численности популяций ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) в условиях луговой степи. Уч. зап. Моск. обл. пед. инст., 153. — Г о л у б е в а И. В. (1965). Возрастной состав и динамика численности популяций клевера горного и эспарцета песчаного в разных условиях луговой степи. Тр. Центр.-Черноземн. заповед., 8. — Г о р ш к о в а А. А., Г р и д н е в а Н. Ф. (1977). Изменение экологии и структуры степных сообществ под влиянием пастбищного режима. В кн.: Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, Наука. — Г р и г о р ь е в а Н. М. (1974). Некоторые особенности структуры ценопопуляций и биологии люцерны желтой на пойменных лугах р. Угры. В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., Изд. МГПИ им. В. И. Ленина. — Г р о с с е т Г. Э. (1927). Новые данные о *Daphne sophia* Kalen., *D. julia* K.-Pol. Тр. Н.-и. инст. Воронеж. гос. ун-в., 1. — Ж у к о в а Л. А. (1968). Возрастной состав популяций луговика дернистого на окских лугах при разных способах их использования. В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. пед. инст., 64. — К о з о - П о л ь н с к и й Б. М. (1927а). Черноземный рододендрон. Воронежск. краевед. сб., 4. — К о з о - П о л ь н с к и й Б. М. (1927б). К флоре верховьев р. Оскола. Тр. Н.-и. инст. Воронеж. гос. ун-в., 1. — К о м а р о в Н. Ф. (1928). К флоре западной части Воронежской губернии. Бюл. общ. естествоисп. Воронеж. гос. ун-в., 2, 2. — П о п о в Г. И. (1938). К вопросу о происхождении характерных меловых обнажений юго-востока европейской части СССР. Изв. Геогр. общ. СССР, 70, 1. — Р а б о т н о в Т. А. (1950а). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, 6. — Р а б о т н о в Т. А. (1950б). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В кн.: Проблемы ботаники, 1. Л., Изд. АН СССР. — Р а б о т н о в Т. А. (1966). Об эколого-биологическом и ценолитическом своеобразии видов на примере луговых растений. Тр. МОИП, 27. — Р а б о т н о в Т. А. (1969). Некоторые вопросы изучения ценолитических популяций. Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 1. — Р а б о т н о в Т. А. (1973). Факторы устойчивости наземных фитоценозов. Бюл. МОИП, отд. биол., 78, 4. — Р а б о т н о в Т. А. (1975). Изучение ценолитических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 2. — Р а м е н с к и й Л. Г., Ц а д е н к и н И. А., Ч и ж и к о в О. Н., А н т и п и н Н. А. (1956). Экологическая оценка растительности кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз. — Т р у л е в и ч Н. В. (1960). Строение куста и состав популяции полыни тян-шанской в ряду пастбищной дигрессии. Уч. зап. МГПИ, 4. — У р а н о в А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюл. МОИП, отд. биол., 64, 3. — У р а н о в А. А. (1975). Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 2. — У р а н о в А. А. (1977). Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых популяций. В кн.: Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., Наука. — У р а н о в А. А., С м и р н о в а О. В. (1969). Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 1.

Воронежский лесотехнический институт.

Получено 12 VI 1979.

S U M M A R Y

Pasture and reservation regimes have been found to influence the age composition of coenopopulations of *Daphne cneorum* L. (*Thymelaeaceae*) in different ways. Under strong influence of reservation conditions regressive coenopopulations are formed, whereas mature normal coenopopulations, in which middle-aged generative group of plants predominates, are formed under its moderate influence. Under reservation conditions on erosion barings and on pastures under the influence of moderate-strong pasture digression young normal coenopopulations, which differ in developmental rates, are formed.

Under conditions of strong pasture degression the coenopopulations are determined as ageing normal ones.

УДК 005 : 581.9 : 633.2.03

Г. Г. Павлова

ПРИМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ ЕЖОВЫХ СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ

G. G. PAVLOVA. THE USE OF THE ECOLOGO-PHYTOCOENOTICAL
CHARACTERS IN CLASSIFICATION OF DROUGHT MEADOWS WITH *DACTYLIS*
GLOMERATA

Проведена внутрiformационная систематика ежовых лугов по материалам маршрутных исследований на юге Средней Сибири. Используя в качестве диагностических признаков видовой состав фитоценозов, соотношение эколого-фитоценологических групп и набор детерминантов, мы выделили пять групп ассоциаций, представляющих собой ступени сукцессионного ряда.

Показано, как отражается процесс олуговения на других показателях структуры ассоциации: видовой насыщенности, участии эдификатора *Dactylis glomerata*, ярусном сложении, продуктивности. Определены степень сходства (различия) и мера включения флор луговых групп и травостоя исходного леса.

При маршрутных геоботанических исследованиях наиболее остро встает вопрос систематизации фитоценозов. Особенно сложными оказываются выделение низших таксономических единиц и определение их места в системе более крупных таксонов и в общей схеме эколого-фитоценологических связей.

В современной геоботанике уделяется много внимания как общим, так и более частным вопросам классификации. Теоретические разработки и результаты практического применения различных принципов и методик широко публикуются. Имеются частные фитоценологические, экологические, генетические классификации для различных типов растительности. Общее признание получила эколого-фитоценологическая классификация лугов А. П. Шенникова (1938, 1941). Однако итоги конкретных исследований не всегда хорошо укладываются в эти классификации.

Советские геоботаники часто используют классификации по признакам самой растительности на том основании, что экологическая индивидуальность видов определяет насыщенность растительности информацией об условиях среды (Шенников, 1935; Раменский, 1938; Раменский и др., 1956; Работнов, 1958, 1974; Блюменталь, 1967; Миркин, 1975, и др.). При систематизации все шире используются, кроме доминантов, характерные и детерминантные виды, эколого-ценологические, биоэкологические и другие группы видов и различные признаки структуры фитоценозов.

Мы попытались провести внутрiformационную систематику ежовых лугов, используя некоторые характерные диагностические признаки самой растительности. Результаты этого исследования обсуждались на V Всесоюзном совещании по классификации растительности.

Ежовые послелесные луга изучались на юге Средней Сибири, где они представляют собой одну из основных формаций суходольных лугов (Павлова, 1971а, б, 1973, 1980). Перспективность монографического изучения формаций подчеркивает И. Х. Блюменталь (Блюменталь, Кирикова, 1960; Блюменталь, 1967); как естественная таксономическая единица формация четко выделяется в природе и удобна для решения практи-

ческих задач. Последнее особенно важно при изучении лугов — основного фонда кормовых угодий в лесной зоне.

В ходе обработки материалов по ежовым лугам обнаружилась эколого-фитоценотическая неоднородность этой интересной и ценной практически луговой формации.

Для анализа было взято 125 геоботанических описаний ежовых лугов из предгорных районов Хакасии и Чулымо-Енисейской котловины. Изучение лугов проводили в период полного их развития (конец июня — июль) по общепринятой методике геоботанических исследований. Общую надземную фитомассу определяли на пробных площадках $0.25-0.5 \text{ м}^2$ в 3—4-кратной повторности в фитоценозах с площадью выявления от 3 до 8 м^2 . Весовое участие видов устанавливалось при разборе массы с 1 м^2 , взятой методом пучков по Де-Фрису (площадки $20 \times 20 \text{ см}$), позволяющим определять с достаточной достоверностью (Макаревич, 1966) участие видов по весу. Вертикальное сложение травостоя изучали путем учета надземной массы по горизонтам высотой в 10 см, начиная от основания растений, а на сенокосах определяли и массу в слое 0—7 см (высота скашивания).

Ежовые суходольные луга относятся к классу низкогорных, к группе формаций лесных лугов (Куминова, 1960; «Растительный покров Хакасии», 1976; Павлова, 1980). Основной доминант *Dactylis glomerata* по биологическим особенностям стоит между луговыми и лесными видами (Серебрякова, 1965). Для выявления степени однородности формации ежовых лугов прежде всего нужно было выделить признаки, отражающие напряженность ведущих факторов среды. Для суходольных лугов, приуроченных к склонам, такими факторами являются режим влажности, зависящий от количества атмосферных осадков, и световой режим, обусловленный влиянием окружающего леса на луговой ценоз.

Известно, что экологический спектр сообщества дает более точную оценку степени сходства (или различия) фитоценозов (Раменский, 1938; Сабардина, 1962; Сабардина и др., 1972, и др.). Виды со сходными требованиями к условиям среды обладают и некоторыми сходными биологическими особенностями, произрастая совместно в определенном местобитании, образуют экологические группы (Шенников, 1941; Ellenberg, 1956; Марков, 1962, и др.), «группы детерминантов» (Сукачев, 1931; Раменский, 1938; Миркин, 1968), «индикаторных или характерных видов» (Исаченко, Рачковская, 1961), «свиты» (Ниценко, 1969), «эколого-фитоценотические группы» (Буторина, 1963), «индикаторные биоэкогруппы» (Апала, 1971). О возможности и важности использования этих и других групп видов и их соотношений для познания экологии фитоценозов и их объединений при проведении сравнительного анализа, а также для классификации писали многие исследователи (Блюменталь, 1967; Матвеева, 1967; Александрова, 1969, 1971; Нешатаев, 1971, и др.).

При систематизации ежовых лугов в качестве основных диагностических критериев использовались соотношения экологических и эколого-фитоценологических групп и набор детерминантов. Был проанализирован видовой состав каждого фитоценоза и установлено соотношение видов с учетом их обилия. Последнее оценивалось по шкале Друде, баллы которой увязаны с весовым участием видов в общей надземной фитомассе. Принадлежность каждого вида к той или иной группе определяли по эколого-фитоценотическому оптимуму, установленному группой авторов на материалах исследований в данном природном районе («Растительный покров Хакасии», 1976).

Структурные особенности сообществ ежовых лугов определяются в основном участием двух (обобщенных) экологических групп: 1 — мезофильных видов (мезофиты и психромезофиты) и 2 — мезоксерофильных (мезоксерофиты и ксеромезофиты) и трех эколого-фитоценологических групп: 1 — лугово-лесных (включая лесные), 2 — луговых и 3 — лугово-степных (включая степные) видов. Соотношение указанных групп в сообществе

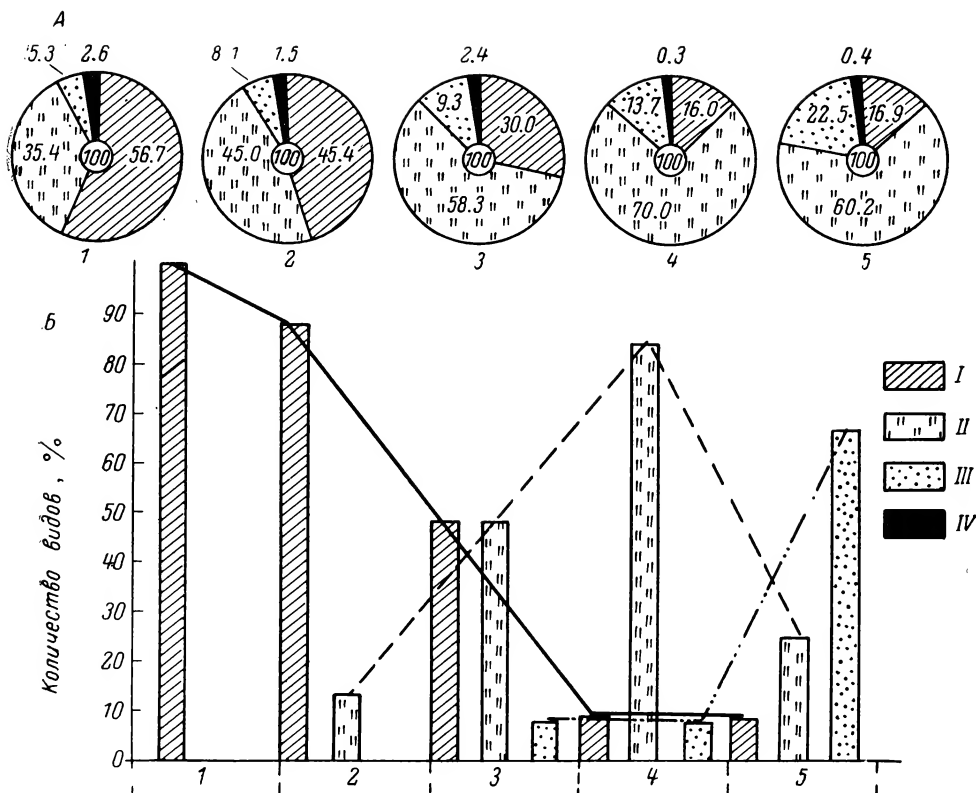


Рис. 1. Соотношение эколого-фитоценологических групп (I—5) (%) в составе всей флоры (А) и в группе детерминантов (Б).

Виды: I — лугово-лесные и лесные, II — луговые, III — лугово-степные и степные, IV — прочие.

вах — это результат воздействия общеклиматических факторов и условий экотопа; оно индицирует стадию формирования лугового ценоза и степень его изменчивости под влиянием сенокосения и выпаса.

По видовому составу и соотношению указанных групп можно выделить 5 групп ассоциаций, образующих ряд по нарастанию степени олуговения и ксерофитизации (табл. 1) В условиях суходолов *Dactylis glomerata* формирует в основном лесные луга и переходные к настоящим. Однако довольно широкая экологическая амплитуда позволяет этому виду доминировать в составе более олуговевших (настоящих) и даже остепненных ценозов. В ряду от крупнотравных лесных до остепненных сообществ закономерно снижается участие видов группы мезофильных и нарастает — ксерофильных (табл. 1). Изменяется и соотношение эколого-фитоценологических групп. В среднем в составе флоры ежовых лугов более трети приходится на лугово-лесные и лесные виды, а около половины — на луговые. В ряду от крупнотравных до остепненных лугов роль лесных и лугово-лесных растений закономерно падает, а лугово-степных нарастает (рис. 1). Соответственно повышается участие луговых видов до группы настоящих, которое снижается у остепненных лугов, где отмечен очень высокий процент лугово-степных видов.

Группы ассоциаций различаются и другими признаками структуры. Сводный список (табл. 2) показывает, что в качественном наборе константных и доминирующих видов отражаются особенности и формации ежовых лугов в целом, и групп ассоциаций, ее составляющих. Группа константных видов (с встречаемостью выше 40%) включает около 23% общего числа видов. Основные компоненты ежовых лугов — это луговые (42%) и лу-

ТАБЛИЦА 1
Эколого-фитоценотический состав флоры ежовых лугов

№ п/п	Группа ассоциаций	Соотношение групп, %				
		экологических		эколого-фитоценологических		
		мезофит- ные	мезоксе- рофитные	лугово- лесные	луговые	лугово- степные
1	Крупнотравные лесные	90.5	7.7	56.7	35.4	5.3
2	Среднетравные лесные	87.5	10.5	45.4	45.0	8.1
3	Переходные (от лесных к настоящим)	84.4	12.6	30.3	58.3	9.3
4	Настоящие	80.0	18.7	16.0	70.0	13.7
5	Остепненные	66.8	32.6	16.9	60.2	22.6
	В среднем по формации...	82.6	12.7	36.5	52.3	9.5

гово-лесные (47%) виды; лишь 11% приходится на лугово-степные. В составе ежовых лугов встречаются и лесные виды, свойственные исходным лесам, но фитоценотическая роль их невелика.

В структуре фитоценозов выделившихся групп, представляющих собой ступени сукцессионного ряда, отражаются процесс олуговения травостоя леса после вырубki и качественные изменения последовательно сменяющихся луговых сообществ. Результаты подсчета коэффициентов сходства по Жаккару (и по модифицированной формуле Малышева, 1972) показывают наибольшее (сильное — по Малышеву) сходство между собой флор среднетравных лесных, переходных и настоящих ежовых лугов (см. схему). Наименьшим сходством (наибольшим различием — по Малышеву) с остальными группами характеризуются остепненные луга с ежой, не типичные для формации ежовых послелесных лугов района исследований. Для более полной характеристики отношений флор были установлены также нетранзитивные бинарные отношения с помощью мер включения и сходства (Семкин, Комарова, 1977) между флорами сравниваемых групп в ряду при условно принятой пороговой величине, равной 0.7. Каждая мера сходства выражена через две цифры, отражающие меры включения (см. схему), а выявленные отношения показаны стрелками: $\leftrightarrow$ мера сходства и $\rightarrow$ мера включения флор. Над стрелками даны коэффициенты по Жаккару (в скобках — по Малышеву), под стрелками — меры включения флор. Выяснилось, что флора травостоя леса при заданной пороговой величине включается во флору группы крупнотравных и настоящих лугов, а флора остепненных лугов — во флору настоящих лугов и в травостой леса. Все другие отношения между лесом и лугами, а также между луговыми группами выявились как отношения высокого сходства.

Выделение константных видов, характерных для определенной группы, где они имеют высокую встречаемость и хорошую жизнеспособность, позволило определить детерминантные виды, при помощи которых уточнялось распределение фитоценозов по группам. Каждой группе свойствен качественно особый набор этих видов, характеризующих соответствующие сообщества в экологическом и динамическом отношениях. Количество детерминантов варьирует от 11 до 16; в их число входят и виды-доминанты, индицирующие тем более узкий диапазон условий, чем они обильнее, и являющиеся наиболее точными и верными индикаторами (Нешатаев, 1971). С целью дополнительной характеристики мы сделали выборку для детерминантов из шкал Л. Г. Раменского и др. (1956). Экологические показатели (табл. 3) подсчитаны с использованием метода ограничения (Раменский и др., 1956; Соболев, 1971). Для детерминантов первых трех групп (№ 1—3 в табл. 3) характерны влажнолуговое, чаще всего умеренно

ТАБЛИЦА 2

Основные виды формирования ежовых лугов (доминанты, константные виды)

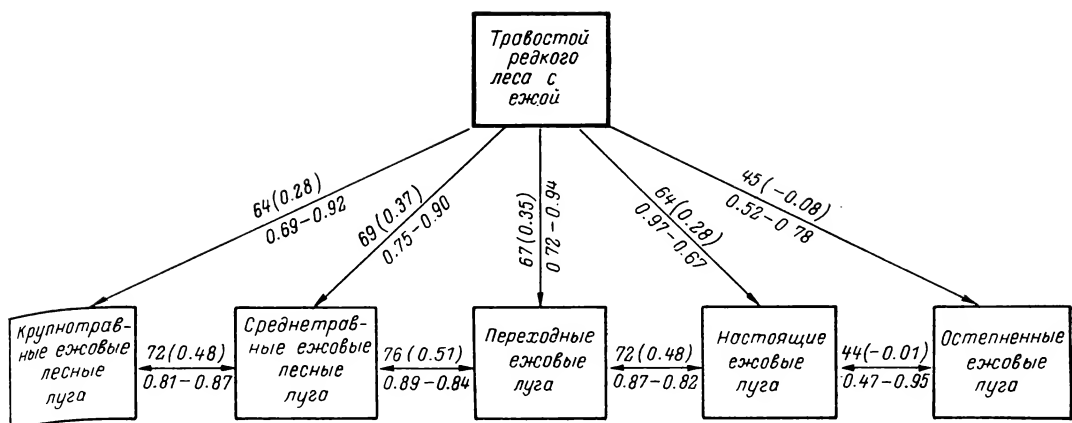
Вид	Группы ежовых лугов									
	крупнотравные лесные		среднетравные лесные		переходные		настоящие		остепненные	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
встречаемость, % (а) и обилие (б)										
Средняя встречаемость по формации, %										
<i>Dactylis glomerata</i>	100	1400	1 (2)	1 (2)	1400	1	1400	1 (2)	1400	1 (2)
<i>Brachypodium pinnatum</i>	60	192	2, 3, 4 (1)	3, 4, 2	185	3, 4 (2)	24	4 (3)	—	—
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	63	190	3, 4, 2 (1)	3, 4, 2	195	4, 3 (2)	24	4 (3)	—	—
<i>Festuca pratensis</i>	58	158	4, 3 (2)	4, 3 (2)	165	3, 2, 4, 1	197	2, 3 (4)	1400	3, 4
<i>Poa angustifolia</i>	79	76	4, 3	3, 4	55	3, 4, 2	197	3, 2 (4)	1400	3, 2
<i>P. sibirica</i>	50	58	4, 3	3, 4	80	4 (3)	127	4 (3, 2)	25	4 (3)
<i>Calamagrostis epigeios</i>	48	150	4, 3 (2)	4, 3	45	4 (3)	139	4, 3 (2)	24	4
<i>Helictotrichon pubescens</i>	53	47	4 (3)	4, 3 (2)	160	4, 3 (2)	39	4, 3	50	4
<i>Phleum pratense</i>	50	26	4	4, 3	50	3, 4, 2	170	2, 3 (1, 4)	25	4
<i>Ph. phleoides</i>	22	8	4 (3)	4	15	4	139	3, 4 (2)	175	2, 3 (4)
<i>Agropyron repens</i>	34	41	4	4 (3)	20	4 (3)	73	4, 3	50	3, 4
<i>A. angustiglume (Elymus multabilis)</i>	22	13	4 (3)	4 (3)	30	4 (3)	15	3, 4	50	3
<i>Agrostis gigantea</i>	26	5	4	4	10	4, 3	45	4, 3	—	—
<i>Carex macroura</i>	85	192	4, 3, 2	4, 3 (2, 1)	1400	3, 2, 4	70	4, 3	50	4 (3)
<i>Lathyrus gmelinii</i>	57	82	4, 3	4 (3)	95	4, 3 (2)	9	4	—	—
<i>L. pratensis</i>	48	45	4, 3	4, 3	55	3, 4	49	4, 3	—	—
<i>L. pisliformis</i>	49	42	4 (3)	4 (3)	40	4	36	4 (3)	100	4
<i>Onobrychis tanaitica</i>	6	3	4	4	—	4	9	4	50	3, 4
<i>Trifolium lupinaster</i>	72	50	4, 3	4, 3	85	4, 3 (2)	76	4, 3	175	3, 2
<i>T. pratense</i>	62	26	4 (3)	4 (3)	55	4 (3, 2)	182	4, 3, 2 (1)	175	4, 3 (2)
<i>T. repens</i>	25	8	4	4	10	4, 3	39	4, 3	—	—
<i>Vicia amoena</i>	29	113	4 (3, 2)	3, 4	15	4, 3	145	3, 4 (2)	150	2, 3, 4
<i>V. cracca</i>	64	45	3, 4	4, 3	60	4, 3	179	4 (3, 2)	175	4 (2)
<i>V. megalotropis</i>	31	137	4 (3, 2)	3, 4	45	4, 3	9	4	100	3, 4

<i>V. unijuga</i>	59	150	4, 3 (2)	175	4, 3 (2)	164	4 (3, 2)	49	3, 4	100	3, 4
<i>V. sepium</i>	64	61	4 (3)	65	4 (3)	86	4	55	4	—	—
<i>Achillea asiatica</i>	61	37	4	50	4, 3	168	4, 3 (2)	185	4, 3 (2)	100	3, 2, 4
<i>Achyrophorus maculatus</i>	47	34	4	60	4, 3	44	4, 3	158	4 (3, 2)	50	4, 3
<i>Aconitum excelsum</i> (<i>A. sep-</i> <i>tentrionale</i>)	50	179	4, 3 (2)	80	4, 3	48	4 (3)	6	4	—	—
<i>A. villosum</i>	40	63	4	45	4	48	4	9	4	—	—
<i>Agrimonia pilosa</i>	31	18	4	15	4	34	4, 3	55	4, 3	25	4
<i>Alchemilla vulgaris</i>	31	18	4	15	4	34	4, 3	55	4, 3	25	4
<i>Anthriscus aemula</i>	20	8	4	5	4	48	3, 4	24	3, 4	—	—
<i>Angelica sylvestris</i>	43	166	4, 3 (2, 1)	40	4	38	4, 3	27	4 (3)	—	—
<i>Artemisia vulgaris</i>	54	79	4 (3)	75	4 (3)	48	4	24	4	—	—
<i>Bupleurum aureum</i>	56	48	4	60	4	52	4	76	4 (3)	75	5
<i>B. multinerve</i>	5	—	—	—	—	3	4	9	4	175	2, 4
<i>Campanula glomerata</i>	64	176	4, 3 (2)	180	4, 3 (2)	180	4 (3, 2)	33	4	—	—
<i>Chamilton angustifolium</i>	59	45	4	45	4 (3)	86	4 (3)	61	4	75	4
<i>Cerastium pauciflorum</i>	51	179	4, 3 (2)	75	4	25	4 (3)	30	4	25	4
<i>Cirsium heterophyllum</i>	21	52	4, 3	45	4	14	4	3	4	—	—
<i>Crepis praemorsa</i>	147	39	4, 3 (2)	48	4 (3)	48	4	24	4	—	—
<i>C. sibirica</i>	37	42	4, 3	50	4, 3	44	4	21	4	—	—
<i>Cimicifuga foetida</i>	87	1100	2, 3 (4, 4)	195	3, 2 (4)	186	4, 3 (2)	70	4, 3	75	4
<i>Dracocephalum nutans</i>	18	3	4	10	4	14	4	39	4 (3)	50	4
<i>Equisetum pratense</i>	44	26	4 (3)	35	4 (3)	70	4, 3	52	4, 3	—	—
<i>Euphorbia pilosa</i>	63	85	4, 3	175	4, 3 (2)	72	4 (3)	27	4	25	4
<i>Filipendula ulmaria</i>	51	150	4, 3 (2)	45	4, 3	176	3, 4 (2)	42	4, 3	—	—
<i>Fragaria viridis</i>	27	8	4	30	4 (3)	38	4, 3	133	3, 4 (2)	75	4
<i>Galium boreale</i>	94	100	3, 4	100	3, 4 (2)	100	4, 3	82	4 (3)	75	4
<i>G. krylovii</i>	42	169	3, 4 (2)	45	3, 4	38	4, 3	18	4, 3	—	—
<i>G. verum</i>	25	5	4	5	4	25	4	52	4 (3)	75	3, 4
<i>Geranium pratense</i>	47	37	4 (3)	30	4	168	4, 3 (2)	55	4, 3 (2)	—	—
<i>G. pseudobabingtonii</i>	63	58	4	185	4, 3 (2)	80	4, 3	45	4, 3	25	4
<i>Heracleum dissectum</i>	70	192	4, 3, 2	55	4, 3	72	4, 3	49	4, 3	75	4
<i>Hieracium umbellatum</i>	52	45	4 (3)	75	3, 4	40	4 (3)	52	4, 3 (2)	175	2, 3
<i>Inula salicina</i>	64	56	4, 3	80	4, 3	164	4 (3, 2)	61	4, 3	175	4, 3, 2
<i>Iris ruthenica</i>	56	50	3, 4	175	3, 4 (2)	172	4, 3 (2)	39	4, 3	50	4, 3
<i>Lilium martagon</i>	64	64	4	75	4	72	4	49	4	75	4

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Вид	Средняя встреча- емость по форма- м, %	Группы еловых лугов											
		крупнотравные лесные		среднетравные лесные		переходные		настоящие		остепненные			
		встречаемость, % (а) и обилие (б)											
		а	б	а	б	а	б	а	б	а	б		
<i>Leucanthemum vulgare</i>	35	11	4	30	4	144	4, 3 (2)	58	3, 4	25	4		
<i>Origanum vulgare</i>	51	40	4 (3)	50	4, 3	60	4, 3	52	4, 3	100	4, 3		
<i>Pedicularis sibirica</i>	39	53	4 (3)	50	4	34	4	21	4	25	4		
<i>Phlomis tuberosa</i>	51	66	4, 3	65	4, 3	172	4, 3 (2)	179	3, 4 (2)	100	3, 4		
<i>Plantago media</i>	39	—	—	20	4	56	4, 3	176	3, 4 (2)	75	3, 4		
<i>Pleurospermum uralense</i>	63	185	4, 3 (2)	85	4, 3	70	4 (3)	24	4	—	—		
<i>Polemonium caeruleum</i>	53	64	4, 3	65	4 (3)	56	4	36	4, 3	—	—		
<i>Polygala hybrida</i>	51	18	4	50	4 (3)	72	4 (3)	70	4, 3	75	4		
<i>Polygonum bistorta</i>	46	47	4	60	4 (3)	164	4, 3 (2)	27	4, 3	—	—		
<i>Pteridium aquilinum</i>	36	164	2, 4, 3, 1	55	4, 3	129	4, 3, 2	—	—	—	—		
<i>Pulmonaria mollissima</i>	83	195	4 (2, 3)	95	4 (3)	80	4, 3	70	4 (3)	25	4		
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	58	45	4 (3)	65	4	64	4 (3)	67	4 (3)	25	4		
<i>Rubus saxatilis</i>	75	171	4, 3 (2)	85	3, 4	190	4, 3 (2)	67	3, 4	25	4		
<i>Sanguisorba officinalis</i>	83	188	4, 3 (2)	185	3, 4, 2	186	3, 4, 2	179	3, 4, 2	25	4		
<i>Serratula coronata</i>	65	78	4 (3)	75	4	40	4	24	4	—	—		
<i>Sonchus arvensis</i>	11	3	4	5	4	3	4	27	4	50	4		
<i>Stellaria graminea</i>	40	21	4	20	4	48	4, 3	70	4, 3	25	4		
<i>Tanacetum vulgare</i>	37	11	4	25	4	72	4	45	4	25	4		
<i>Taraxacum officinale</i>	62	26	4	75	4	72	4 (3)	184	3, 4 (2)	100	3, 4, 2		
<i>Thalictrum minus</i>	70	188	4, 3 (2)	65	4, 3	64	4, 3	61	4 (3)	50	4		
<i>T. simplex</i>	49	45	4 (3)	60	4, 3	48	4, 3	52	4, 3	25	4		
<i>Trollius asiaticus</i>	75	188	3, 4, 2	195	3, 4 (2)	184	3, 2, 4	48	4, 3	—	—		
<i>Veronica krylovii</i>	18	8	4	10	4 (3)	21	4	21	4	100	4		
<i>Viola uniflora</i>	46	56	3, 4	70	3, 4	60	4, 3	12	4	—	—		

Примечание. Обилие 1, 2 — виды обильные (с отметкой сор.-3); 3 — сопутствующие виды (спр); 4 — единичные виды (sol). Цифры в скобках указывают на обилие, которое отмечается изредка. Доминанты отмечены знаком !. Подчеркнуты виды, константные для формации; встречаемость которых во всех группах не ниже 40%.



переменное увлажнение, небогатые или довольно богатые (для группы № 2) почвы подзолистого и дерново-подзолистого типа, выщелаченные черноземы; со слабокислой или нейтральной реакцией. Пастбищная дигрессия не выражена. В целом условия благоприятны для луговых растений — это хорошая аэрация, активные микробиологические процессы. Для детерминантов групп № 4 и 5 характерно умеренно переменное увлажнение сухих и свежих лугов и лесов; почвы довольно богатые — луговые, лесостепные, выщелоченные черноземы. Выражены слабые признаки пастбищной дигрессии, когда идут усиление верховых злаков и угнетение лугово-лесного разнотравья.

ТАБЛИЦА 3

Экологическая характеристика ежовых лугов
по детерминантам (с использованием шкал Раменского и др., 1956)

№ п/п	Группа ассоциаций	Средние показатели шкал			
		увлажнения	почвенного богатства и засоления	переменности увлажнения	пастбищной дигрессии
1	Крупнотравные лесные	67.3	8.9	9.5	2.4
2	Среднетравные лесные	67.6	8.3	9.1	2.8
3	Переходные	68.0	10.2	9.4	2.4
4	Настоящие	61.8	13.3	8.7	3.9
5	Остепненные	61.6	10.4	9.3	3.3
В среднем . . .		65.3	10.2	9.2	3.0

Остановимся кратко на характеристике групп ассоциаций.

К р у п н о т р а в н ы е лесные ежовые луга, приуроченные к склоновым местообитаниям в подтаежных и южнотаяжных районах, развиваются на небольших полянах среди лесов с достаточно увлажненными серыми лесными или дерново-подзолистыми почвами. Группа детерминантов представлена таежным и лугово-лесным крупнотравьем (рис. 1) (доминанты, отмеченные знаком +, определяют своеобразие морфологической структуры сообществ, имеющих мощный травостой до 160—180 см высотой): *Heracleum dissectum*+, *Thalictrum minus*+, *Pleurospermum uralense*+, *Euphorbia pilosa*+, *Crepis sibirica*+, *Aconitum septentrionale*+, *A. villosum*, *Cerastium pauciflorum*, *Chamerion angustifolium*, *Pedicularis sibirica*, *Pteridium aquilinum*, *Serratula coronata*, *Angelica sylvestris*, *Polemonium caeruleum*, *Cirsium heterophyllum*. Многие виды-детерминанты крупнотравных лугов отмечаются и в составе среднетравных лесных лугов, однако

там их жизненность ниже; в частности, они не проходят полного цикла развития и не достигают первого, свойственного им яруса. Это показывает, что эколого-фитоценотический оптимум их лежит в пределах экологической ниши именно крупнотравных лесных лугов.

Среднетравные лесные ежовые луга встречаются по более обширным полянам и опушкам изреженных лесов, приуроченным к склонам или выровненным водоразделам. Они постоянно выкашиваются или используются как пастбища. Травостой по сравнению с крупнотравными менее высоки, но густые. По составу луга этой группы злаково-разнотравно-ежовые с доминированием лугово-лесного среднетравья, но с заметным участием злаков. В группе детерминантов преобладают лугово-лесные виды, но появляются луговые мезофиты (рис. 1): *Calamagrostis arundinacea*+, *Poa sibirica*+, *Carex macroura*+, *Vicia unifluga*+, *Bupleurum aureum*+, *Galium boreale*+, *Geranium pseudosibiricum*+, *Sanguisorba officinalis*+, *Trollius asiaticus*+, *Lathyrus gmelinii*, *Achyrophorus maculatus*, *Lilium martagon*, *Pulmonaria mollissima*, *Thalictrum simplex*, *Viola uniflora*, *Crepis praemorsa*.

Сообщества группы переходных ежовых лугов формируются в условиях среднего, отчасти умеренного увлажнения по склонам, шлейфам, иногда выровненным водоразделам. Луга с довольно высоким и густым разнотравно-злаково-ежовым травостоем. Угодья постоянного использования. Группа детерминантов включает лугово-лесные и луговые виды в равном соотношении, появляются лугово-степные (рис. 1): *Helictotrichon pubescens*+, *Trifolium lupinaster*+, *Filipendula ulmaria*+, *Geranium pratense*+, *Polygonum bistorta*+, *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis gigantea*, *Lathyrus pratensis*, *Campanula glomerata*, *Equisetum pratense*, *Rubus saxatilis*, *Tanacetum vulgare*. Для данной группы характерны пестрота и динамичность видового состава, что является закономерным и отражает сукцессионную связь между лесными и настоящими лугами.

Настоящие злаково-ежовые луга приурочены к склонам или водоразделам со средним увлажнением, хорошими освещенностью и обогревом. Эти наиболее олуговевшие длительно использующиеся сообщества нередко несут черты деградации вследствие обеднения и иссушения почвы. Характерна значительная роль злаков. В группе детерминантов преобладают луговые мезофиты при небольшой роли лугово-лесных и лугово-степных видов (рис. 1): *Festuca pratensis*+, *Poa angustifolia*+, *Phleum pratense*+, *Vicia cracca*+, *Achillea asiatica*+, *Plantago media*+, *Taraxacum officinale*+, *Agropyron repens*, *Agrimonia pilosa*, *Alchemilla vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*, *Ranunculus polyanthemus*, *Stellaria graminea*. При дальнейшем олуговении эти довольно динамичные по структуре сообщества сменяются ценозами с доминированием настоящих мезофитов (овсяницы луговой, тимофеевки луговой и др.), а при остепнении — и мезоксерофитов.

Остепненные ежовые луга встречаются редко и приурочены к умеренно увлажненным южным склонам, нередко со скелетными почвами. В разреженном травостое много ксеромезофитного разнотравья и бобовых. Среди детерминантов преобладают лугово-степные виды (рис. 1): *Achillea asiatica*+, *Vicia amoena*+, *Bupleurum multinerve*+, *Fragaria viridis*+, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Onobrychis tanaitica*, *Draccephalum nutans*, *Polygala hybrida*, *Veronica krylovii*, *Galium verum*. По составу сообщества — бобово-разнотравно-ежовые. Остепненные ежовые луга — это крайнее звено, представленное в эколого-фитоценотическом ряду формации наиболее ксерофитными фитоценозами с ежой. Затем ежа как настоящий мезофит неизбежно выпадает из травостоя, не выдерживая конкуренции в более жестких условиях среды, уступая ценозам остепненных лугов с доминированием лугово-степных видов: *Poa angustifolia*, *Calamagrostis epigeios*, *Phleum phleoides* и т. п. Остепненные варианты не типичны для ежовой формации, но сам факт существования их в природе свидетельствует о широте экологической амплитуды ежи сборной, ее стойкости к менее благоприятным условиям увлажнения.

Специфика выделенных пяти групп ассоциаций находит отражение и в других элементах их структуры: ярусном сложении травостоя, видовой насыщенности, весовом участии эдификатора, соотношении ботанических групп, продуктивности.

Биологические особенности *Dactylis glomerata* определяют общность морфологической структуры травостоя сообществ с ее доминированием. Высокие генеративные побеги ежи при хорошей жизненности формируют сомкнутый верхний ярус, а густая прикорневая розетка вегетативных побегов создает большую насыщенность нижних горизонтов (0—20 см), заключающих в себе от 35 до 51 % надземной фитомассы. Однако различия в видовом составе фитоценозов разных групп определяют и особенности ярусного профиля травостоя (рис. 2). Наиболее показательны насыщенность нижних горизонтов (до 20 см), высота слоя с основной массой (85%) и количество массы выше 50 см. В ряду от крупнотравных до настоящих ежовых лугов закономерно повышается насыщенность приземных горизонтов, снижается высота слоя с основной массой и уменьшается насыщенность самых верхних горизонтов.

Видовая насыщенность фитоценозов значительна, но сильно варьирует по количеству видов. И здесь выявлена определенная закономерность по средним показателям групп: от крупнотравных лугов до переходных видовая насыщенность нарастает, а затем идет снижение и варианты остепненных имеют минимальную насыщенность (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Соотношение ботанических групп в травостое ежовых лугов
и видовая насыщенность фитоценозов

№ п/п	Группа ассоциаций	Видовая насыщенность	Количественное соотношение, %				Весовое соотношение, %				
			злаки	осоки	бобовые	разнотравье	злаки		осоки	бобовые	разнотравье
							всего	в том числе ежа			
1	Крупнотравные лесные	51±12	14.2	1.8	12.2	71.8	33.4	19.9	2.5	6.4	57.7
2	Среднетравные лесные	58±17	13.0	1.6	13.1	72.3	37.4	22.7	4.8	9.2	48.6
3	Переходные	62±13	13.0	1.5	13.0	72.5	41.6	23.4	4.3	7.6	46.5
4	Настоящие	52±20	13.4	1.5	12.1	73.0	55.5	30.6	1.9	9.8	32.8
5	Остепненные	46±06	13.5	1.2	16.0	69.3	29.2	21.6	0.4	17.5	52.9
Среднее по формации . . .		54±21	13.2	1.6	12.5	72.7	41.4	23.9	3.0	8.3	47.3

Соотношение ботанических групп в травостое — важный структурный показатель, особенно для хозяйственной оценки луга. Выяснилось, что соотношение указанных групп по количеству видов — показатель более постоянный, чем весовое соотношение, и менее зависящий от видового состава и фитоценотической роли отдельных видов (табл. 4). Количество злаковых, бобовых растений и видов из прочих семейств (разнотравье) находится примерно в соотношении 1 : 1 : 6, осок очень мало. Это соотношение характерно и для других суходольных лугов на юге Средней Сибири. Резче по сравнению с количественным проявляются особенности ассоциаций по весовому соотношению биологических групп. Так, участие злаков по весу варьирует от 30 до 55, бобовых — от 6 до 17.5% (средние данные). Общая закономерность, характерная для большей части суходольных лугов и заключающаяся в усилении роли злаков в процессе олуговения, проявляется и здесь: от крупнотравных лесных до настоящих идет нарастание весового участия злаков (табл. 4). Наименьшей злако-

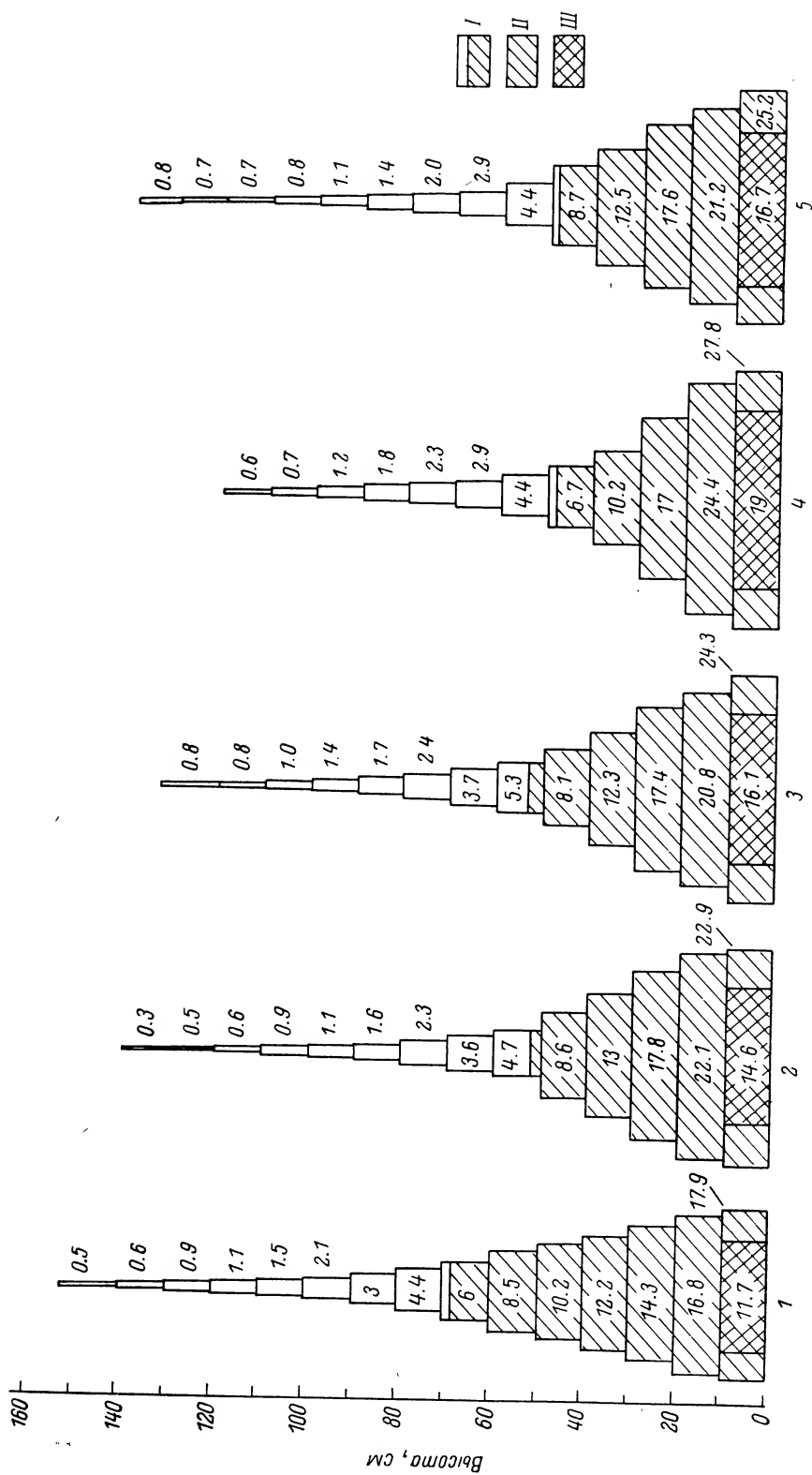


Рис. 2. Распределение надземной фитомассы по вертикальному профилю травостоя у ежовых лугов (%).

Группы ассоциации: 1 — крупнотравные лесные, 2 — среднетравные лесные, 3 — переходные от лесных к настоящим, 4 — настоящие, 5 — «остепненные» луга.

I — общая надземная масса, II — основная масса (85%), III — масса до высоты скашивания (до 7 см).

востью характеризуются остепненные ежовые луга, условия экотопа которых способствуют вытеснению мезофильных луговых злаков лугово-степным разнотравьем.

Различаются сообщества и относительной ролью ежи в качестве эдификатора: наивысшее весовое участие ее отмечено в составе настоящих, минимальное — в крупнотравных фитоценозах. Показатели же абсолютной массы ежи близки по четырем группам (8.4—9 ц/га), за исключением остепненных (6 ц/га). Однако наилучшее жизненное состояние отмечено у ежи в сообществах среднетравных лесных и переходных ежовых лугов. Осок сравнительно мало, несколько больше их в составе среднетравных лесных и переходных лугов. Бобовых больше, чем осок, особенно в травостое остепненных вариантов, где они по весу вместе с разнотравьем составляют около 70% всей массы.

Ежовые луга характеризуются высокой биологической и хозяйственной продуктивностью (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5
Продуктивность ежовых лугов, ц/га

№ п/п	Группа ассоциаций	Биологическая			Хозяйственная		
		сырой массы	сухой массы		зеленой поедаемой	сена	
			всего	в том числе бобово- злаковой		всего	в том числе бобово- злаковой
1	Крупнотравные лес- ные	193	46	18.3	97	27	10.7
2	Среднетравные лес- ные	140	37	17.3	82	22	10.3
3	Переходные	135	36	17.7	76	19	9.3
4	Настоящие	100	28	18.3	66	15	9.8
5	Остепненные	115	28	13.2	62	14	6.6
По формации в сред- нем		143	37	17	80	21	9.0

Данные табл. 5 показывают, что наибольшую надземную массу производят крупнотравные сообщества, наименьшую — фитоценозы настоящих и остепненных лугов. Однако по абсолютной массе наиболее ценных в кормовом отношении компонентов — бобовых и злаковых — четыре группы (за исключением остепненных) очень близки: они дают около 18 ц/га биологической и около 10 ц/га хозяйственной сухой массы. Наибольший выход поедаемой массы (от сырой биологической) дают средние 3 группы (2, 3, 4) — 55—66%, а сена (от сухой биологической) — крупнотравные и среднетравные лесные — 59%. Самый низкий процент поедаемой массы у травостоя крупнотравных лугов (50%), а сена — у остепненных (50%). В целом же ежовые луга дают хорошие корма — сено и пастбищную массу. Ежа очень «отзывчива» на удобрение, и луговые ценозы с ее участием перспективны для поверхностного улучшения.

Таким образом, как показали исследования, соотношение эколого-фитоценологических групп видов, определяющее экологическую характеристику фитоценозов, может использоваться наряду с другими структурными признаками для их систематизации. Построенный на основе этих данных последовательный ряд показывает общее направление сукцессионных смен в пределах формации ежовых лугов. Каждую группу характеризуют детерминанты, набор которых, как и видов константных и доминирующих, подтверждает лугово-лесной характер ежовых лугов подтайги и северной лесостепи на юге Средней Сибири.

В центре сукцессионного ряда стоят среднетравные злаково-разнотравно-ежовые и переходные разнотравно-злаково-ежовые луга. Эти группы сходны по структурным показателям, характеризуются высокой мезофитностью состава (82 и 84% мезофитов), наибольшим коэффициентом сходства флор — 72 (0.48) и 76 (0.51) (см. схему), сходным вертикальным профилем травостоя, близкими показателями продуктивности и соотношения ботанических групп.

Крайние звенья ряда (крупнотравные и остепненные луга) наиболее резко различаются по показателям: им свойственны большая степень варьирования ряда признаков и снижение фитоценотической значимости эдификатора. Настоящие злаково-ежовые луга представляют собой пограничное звено в эколого-генетическом ряду лесных ежовых лугов, так как в процессе дальнейшего олуговения они сменяются ценозами с доминированием настоящих луговых мезофитов. Варианты остепненных лугов не типичны для формации послелесных ежовых лугов, они граничат с остепненно-луговыми и степными сообществами, отражая экологическую пластичность ежи, способной доминировать даже в крайне жестких для нее условиях существования.

Опыт внутриформационной систематики фитоценозов с ежой на эколого-фитоценотической основе, по-видимому, возможно распространить и на другие типы синантропных лугов, формирующихся в условиях сравнительно узкой экологической ниши, — по суходолам на юге Средней Сибири. Применение эколого-флористического и эколого-фитоценотического подходов к систематизации фитоценозов дает сравнимый материал для анализа луговых формаций в пределах всего их ареала и во всем многообразии, вместе с тем позволяя определить направление сукцессионных процессов луговой растительности конкретных природных районов.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. Л., Наука. — Александрова В. Д. (1974). К истории понятия ассоциация в геоботанике. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л., Наука. — Апаля Д. К. (1971). Выделение ассоциаций по индикаторным биоэкогруппам. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л., Наука. — Блюменталь И. Х. (1967). Вопросы классификации растительности. Л., Изд. ЛГУ. — Блюменталь И. Х., Киркова Л. А. (1960). Геоботанический очерк формации острца ложнопырейного — *Agropyron pseudoagropyron* (Trin.) Franch. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 43. — Буторина Т. В. (1963). Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций. В кн.: Типы лесов Сибири. Красноярск. СО Инст. леса и древесины АН СССР. — Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. (1961). Основные зональные степи Северного Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 13. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. Новосибирск, Изд. СО АН СССР. — Макаревич В. Н. (1966). Голландские методы учета обилия видов по Де-Фрису в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях. Бот. ж., 51, 2. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Марков М. В. (1962). Общая геоботаника. М., Изд. высшей школы. — Матвеева Е. П. (1967). Луга Советской Прибалтики. Л., Наука. — Миркин Б. М. (1968). Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов. Бот. ж., 53, 6. — Миркин Б. М. (1975). О теоретических и практических аспектах объективизации процесса классификации сенокосов и пастбищ. В кн.: Повышение продуктивности сенокосов и пастбищ. Уфа, Башк. фил. АН СССР. — Нешатаев Ю. Н. (1971). Методика обработки геоботанических описаний в учебной практике кафедры геоботаники Ленинградского университета. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л., Наука. — Ниценко А. А. (1969). Об изучении экологической структуры растительного покрова. Бот. ж., 54, 7. — Павлова Г. Г. (1971а). Ежовые луга подтайги предгорий Саян. В кн.: Растительность правобережья Енисея. Новосибирск, Наука. — Павлова Г. Г. (1971б). Сравнительный фитоценотический анализ основных луговых формаций подтайги правобережья Енисея. В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, Наука. — Павлова Г. Г. (1973). Суходольные луга подтайги правобережья Енисея. Автореф. канд. дис. Новосибирск, Наука. — Павлова Г. Г. (1980). Суходольные луга юга Средней Сибири. Новосибирск, Наука. — Работнов Т. А. (1958). К методике составления экологических шкал. Бот. ж., 43, 4. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. М., Изд. МГУ. — Раменский Л. Г. (1938).

Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз. — Р а с т и т е л ь н ы й покров Хакасии (1976). Отв. ред. А. В. Куминова. Новосибирск, Наука. — С а б а р д и н а Г. С. (1962). Эколого-фитоценотическая классификация сеслериевых лугов. В кн.: Геоботаническое изучение лугов, 4. Минск, АН БССР. — С а б а р д и н а Г. С., К л я в и н я Г. Б., Ю к н а Я. Я. (1972). Применение количественных методов при сравнении структуры фитоценозов. В кн.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М., Наука. — С е м к и н Б. И., К о м а р о в а Т. А. (1977). Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуемы на Чукотке). Бот. ж., 62, 1. — С е р е б р я к о в а Т. И. (1965). Жизненные формы лесных и луговых рыхлокустовых злаков и возможные пути их эволюции. Бюл. МОИП, отд. биол., 70, 6. — С о б о л е в Л. Н. (1971). Выделение элементарных типологических единиц растительного покрова с использованием методики Л. Г. Раменского. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л., Наука. — С у к а ч е в В. Н. (1931). Краткое руководство к исследованию типов леса. М.; Л., Гос. изд. с.-х. и колхоз.-коопер. лит. — Ш е н н и к о в А. П. (1935). Принципы ботанической классификации лугов. Сов. ботаника, 5. — Ш е н н и к о в А. П. (1938). Луговая растительность СССР, 1. М.; Л., Изд. ЛГУ. — Ш е н н и к о в А. П. (1941). Луговедение. Л., Изд. ЛГУ. — E l l e n b e r g H. (1956). Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Einführung in die Phytologie von H. Walter. Bd. IV, Grundlagen der Vegetationsgliederung, 1. Stuttgart.

Центральный Сибирский ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 7 VII 1980.

S U M M A R Y

In the course of intraformational systematization of drought meadows with *Dactylis glomerata* the heterogeneity of this formation has been established. The relation of ecological and ecologo-phytocoenotical groups and a set of determinants are used as the diagnostic characters. The 5 groups established differ in the degree of their transformation into meadows, in specific composition, storiness, productivity, and other structural characters.

The degree of floristical similarity (dissimilarity) between the meadow groups and forest herbage has been established; the phytocoenoses of the meadows with *Dactylis glomerata*, which were transformed into steppe, have been found to be non-typical for the formation.

УДК 582.542 : 576.312.3 (571.6)

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВОДНОЙ И ПРИБРЕЖНОЙ ФЛОРЫ ПРИАМУРЬЯ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA. CHROMOSOME
NUMBERS OF SOME AQUATIC AND BANK PLANT SPECIES OF THE FLORA
IN THE AMUR RIVER BASIN IN CONNECTION WITH THE PECULIARITIES
OF ITS FORMATION

Изучены хромосомные числа (ХЧ) у 20 видов водных и прибрежных растений Приамурья (16 родов из 12 семейств). Для 6 видов ХЧ определены впервые, для двух — получены новые. Описаны новые для науки таксоны злаков — *Eragrostis amurensis* и *Glyceria* × *amurensis*, предложена новая номенклатурная комбинация — *Beckmannia hirsutiflora*. Для пяти видов злаков приводятся карты распространения на советском Дальнем Востоке. Водная и прибрежная флора Приамурья, в особенности флора отмелей, сформировалась в условиях своеобразного гидрологического режима Амура, а также — под влиянием миграционных потоков. Флора отмелей Амура характеризуется выраженным эндемизмом.

Изучение хромосомных чисел сосудистых растений бассейна р. Амур — одного из наименее исследованных в этом отношении субрегионов советского Дальнего Востока (СДВ) — мы осуществляем в плане подготовки многотомной коллективной сводки по флоре СДВ. Цитологические образцы собрала Н. С. Пробатова в 1975—1980 гг. в различных районах бассейна Амура, на территории Амурской обл., Хабаровского и Приморского краев; она же написала и комментарии. Числа хромосом определила на постоянных препаратах из кончиков корней растений А. П. Соколовская.

Из 20 представленных в этой статье видов 6 мы впервые изучили в карпологиическом отношении (отмечены звездочкой). Для двух видов (*Carex bohémica* и *Caltha sibirica*) определены новые (не известные ранее) числа хромосом.

Часть изученных нами видов — гидрофиты (*Myriophyllum ussuriense*, *Trapella sinensis*, *Nymphoides peltata*, *Caltha natans* и др.), остальные — прибрежные виды; среди последних наибольший интерес представляет экологическая группа видов отмелей. Под нею мы подразумеваем флору низких илисто-песчаных островов и берегов, подвергающихся периодическому затоплению. Особенность гидрологического режима Амура такова, что паводки здесь наблюдаются ежегодно не только весной (в апреле—мае), но и летом (в августе). Весенний паводок на Амуре, обусловленный таянием снега, характеризуется относительно небольшим подъемом воды, зато летний паводок, вызванный муссонными дождями, отличается высоким подъемом воды и большей продолжительностью (спад воды часто происходит только в сентябре). В результате своеобразной экологической обстановки в пойме Амура водная и прибрежная флора (в особенности флора отмелей) сформировалась в результате отбора на выживаемость в условиях длительного затопления дважды в течение теплого сезона.

В. Н. Ворошилов (1968) в статье, специально посвященной флоре отмелей умеренных областей муссонного климата, а также А. П. Нечаев и З. И. Гапека (1970) приводят для отмелей юга Дальнего Востока (фактически — для бассейна Амура) 45 видов растений, принадлежащих к 12 семействам. Из видов, изученных нами, к ним относятся *Alopecurus aequalis* (*A. amurensis*), *A. longiaristatus*, *Fimbristylis verrucifera*, *Carex bohemica* (*C. cyperoides*), *Juncus leschenaultii* (*J. wallichianus*), *Potentilla supina*, *Gratiola japonica*, *Limosella aquatica*, *Centipeda minima*. Многим видам отмелей свойственна более широкая экологическая амплитуда (*Carex bohemica*, *Potentilla supina*, *Eragrostis pilosa* и др.); некоторые виды, обитающие на отмелях в Приамурье, имеют очень обширный общий ареал (*Limosella aquatica*, *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel, *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. (*L. pyxidaria* L.) и др.). Наибольший интерес представляют растения отмелей, свойственные только Восточной Азии, а из последних — виды, ареал которых ограничивается бассейном Амура. К ним принадлежат *Alopecurus longiaristatus*, *Fimbristylis verrucifera* и еще многие виды, в том числе не упомянутые В. Н. Ворошиловым (1968), как, например, типичный обитатель амурских отмелей и низких заливаемых берегов *Glyceria leptorhiza*. Растения отмелей отличаются небольшими общими размерами и быстрым развитием, среди них немало однолетних, хотя имеются также дву- и многолетники.

Ниже приводим полученные нами числа хромосом с указанием происхождения исследованных образцов, номера фиксации и краткими комментариями.¹ Изученные 20 видов относятся к 16 родам из 12 семейств (цифрами в скобках обозначены порядковые номера видов): *Asteraceae* (1), *Cyperaceae* (2, 3), *Haloragaceae* (4), *Juncaceae* (5), *Menyanthaceae* (6), *Nelumbonaceae* (7), *Penthoraceae* (8), *Poaceae* (9—14), *Ranunculaceae* (15, 16), *Rosaceae* (17), *Scrophulariaceae* (18, 19) и *Trapellaceae* (20). Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) даны в сокращении — ХЧЦР, 1969.

1. *Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. $2n=20$. Приморский край, Ханканский р-н, 18 км от пос. Камень-Рыболов, на отмели р. Мельгуновки, 7 VIII 1976, № 4397, Н. П.;² Хабаровский край, левобережье Амура в 12 км выше Хабаровска, песчаный остров между протоками Пензенской и Бешеной, на отмели, 21 VIII 1980, № 5797, Н. П. ($2n=18$, 20 — ХЧЦР, 1969). Вид впервые изучен нами в СССР, где встречается в бассейне Амура и на юге Приморья. Единственный представитель рода *Centipeda* Lour. во флоре СССР; преимущественно южноазиатский вид, проникающий в Центральную Азию, Австралию и широко расселившийся на тропических островах Индийского и Тихого океанов; остальные 4 вида этого рода распространены в южном полушарии (Смольянинова, 1961). *C. minima* — приземистый однолетник, типичный обитатель илистых отмелей, берегов рек и озер. Кроме $2n=18$ и 20, для *C. minima* недавно было приведено из Непала число хромосом $2n=14$ (A. Löve, 1978), однако наибольшее количество подсчетов приходится на $2n=20$ ($x=10$), что подтвердили и мы, хотя для сем. *Asteraceae* более обычно основное число 9.

2. *Carex bohemica* Schreb. (*C. cyperoides* Murr.). $2n=62-64$. Приморский край, Ханкайский р-н, в 18 км от пос. Камень-Рыболов, на отмели р. Мельгуновки, 8 VIII 1976, № 4402, Н. П.; Хабаровский край, левобережье Амура в 12 км выше Хабаровска, песчаный остров между протоками Пензенской и Бешеной, на отмели, 21 VIII 1980, № 5791, Н. П. Преимущественно евросибирский вид, редкий в европейской части СССР (Егорова, 1976); в бассейне Амура он нередок, встречается на песчаных

¹ Гербарные образцы изученных растений хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA), г. Владивосток, постоянные цитологические препараты (окраска железным гематоксилином Гейденгайна) — на кафедре ботаники Ленинградского государственного университета.

² Фамилия коллектора — одного из авторов этой статьи — сокращена: Н. П. (Н. Пробатова).

и иловатых отмелях берегов рек и озер. Нами получено для *C. bohémica* новое число хромосом $2n=62-64$; в литературе имеется указание для «*C. cyperoides*» $2n=80$ (ХЧЦР, 1969).

3. **Fimbristylis verrucifera* (Maxim.) Makino. $2n=10$. Приморский край, Ханкайский р-н, 18 км от пос. Камень-Рыболов, на отмели р. Мельгуновки, 7 VIII 1976, № 4398, Н. П. Этот вид — амурский эндемик; обитает на влажных илистых и песчаных отмелях, на берегах рек. Для него мы впервые установили диплоидное число хромосом $2n=10$ при наименьшем для сем. *Cyperaceae* основном числе $x=5$, которое считается первичным в этом семействе (Mehra, Sachdeva, 1975). В роде *Fimbristylis* Vahl в отличие от многих других осоковых отсутствуют анеуплоиды и наблюдается локализованный (а не диффузный) центромер; основные числа в роде (x) — 5, 6, 8 и 11 (Mehra, Sachdeva, 1976). Наименьшее диплоидное число хромосом $2n=10$ наблюдается и у других видов рода *Fimbristylis*, например встречающихся в Индии (A. Löve, 1972). Однако в СССР представители этого преимущественно тропического южноазиатско-австралийского рода почти не изучены. У видов этого рода могут встречаться и внутривидовые хромосомные расы (Mehra, Sachdeva, 1975, и др.). Большой интерес представляет дальнейшее кариологическое изучение рода *Fimbristylis* у северного предела распространения. Наибольшее число видов его в СССР представлено во флоре СДВ — 5 из 9 (Ворошилов, 1966).

4. **Myriophyllum ussuriense* (Regel) Maxim. (определение В. Н. Ворошилова). $2n=14$. Хабаровский край, Ульчский р-н, окраина с. Мариинского, в воде у берега оз. Новицкого, 20 VI 1978, № 5036, Н. П. Восточноазиатский вид; на СДВ встречается в Приморье и Приамурье, где обитает в озерах и старицах, на иловатых береговых отмелях. Диплоидное число хромосом $2n=14$ приводится и для трех других видов рода *Myriophyllum* L. (ХЧЦР, 1969); оно же отличает *M. ussuriense* от *M. verticillatum* L., для которого указаны числа $2n=28$ и 42. Не исключено, что у *M. ussuriense* будут также обнаружены внутривидовые хромосомные расы.

5. **Juncus leschenaultii* J. Gay (*J. wallichianus* Laharpe) (определение В. С. Новикова). $2n \approx 80$. Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, окр. пос. Приамурский, иловато-песчаный берег водоема, 14 IX 1976, № 4477, Н. П. Восточноазиатский вид, отчасти заходящий в Центральную и Южную Азию. Характерный обитатель песчаных и илистых прибрежных участков, в том числе — амурских отмелей.

6. *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze (*Limnanthemum nymphoides* Link). $2n=54$. Амурская обл., Мазановский р-н, 4 км к западу от с. Новокиевский Увал, зарастающее озеро, 25 VIII 1976, № 4440, Н. П.; Хабаровский край: 1) Ульчский р-н, окраина с. Мариинского, в воде оз. Новицкого, 21 VI 1978, № 5040, Н. П.; 2) окр. с. Солонцы, пересыхающая протока, 29 VI 1978, № 5069, Н. П.; 3) юго-восточный берег оз. Удыль в 3 км от устья протоки Ухта, 30 VI 1978, № 5074, Н. П. ($2n=54$ — ХЧЦР, 1969). Преимущественно евросибирский вид, проникающий в Центральную Азию и на юг материковой части СДВ. Почти все виды этого рода обитают в тропических и субтропических областях земного шара. Самое распространенное в пойме Амура водное растение, с плавающими листьями и соцветиями, прекрасно приспособленное к амурским паводкам. Черешки листьев спирально закручиваются при падении уровня воды и раскручиваются при его подъеме; они, очевидно, могут также нарастать в длину, так как пластинки листьев, затопленные на короткое время вновь оказываются на поверхности. Наши наблюдения показывают, что растение выносит колебания уровня воды в озерах амурской поймы по крайней мере до 4 м. *N. peltata* способен переносить и временное осушение, оставаясь на сыром илистом субстрате. Число хромосом у *N. peltata* мы получили впервые для СССР, и притом у северной границы ареала рода; наши данные для *N. peltata* совпадают с литературными. *N. peltata* — гексаплоид (при $x=9$); все же остальные изученные виды

этого рода — ди- и тетраплоиды (Ornduff, 1970). Во флоре СССР род *Nymphoides* Séguier представлен двумя видами; второй вид — *N. coreana* (Lévl.) Naga — встречается очень редко, на крайнем юге Приморья; число хромосом у него пока не известно.

7. *Nelumbo komarovii* Grossh. $2n=16$. Приморский край, правый берег р. Илистая (Лефу) близ впадения ее в оз. Ханка, небольшой залив, 13 IX 1979, № 5568, Э. Рудыка ($2n=16$ — Н. Н. Гурзенков в ХЧЦР, 1969). Вид был описан с р. Лефу; распространен на юге и юго-западе Приморского края, а также близ Хабаровска, где изредка встречается в мелких озерах речных стариц. Род *Nelumbo* Adans. выделяется среди кувшинковых малым числом хромосом ($2n=16$), что, по-видимому, оправдывает выделение его в самостоятельное сем. *Nelumbonaceae*.

8. *Penthorum humile* Regel et Maack (*P. chinense* auct.). $2n=16$. Приморский край, Ханкайский р-н, 18 км от пос. Камень-Рыболов, иловато-песчаный берег р. Мельгуновки, 7 VIII 1976, № 4395, Н. П. ($2n=16$ — ХЧЦР, 1969). Род *Penthorum* L., включавшийся в состав семейств *Saxifragaceae* или *Crassulaceae*, рассматривается в последнее время в особом сем. *Penthoraceae* (Черепанов, 1973). Единственный вид во флоре СССР — восточноазиатский *P. humile* — встречается лишь в Приморье, где обитает на иловатых и песчаных берегах водоемов. Число хромосом в СССР изучено впервые.

9. *Alopecurus aequalis* Sobol. (*A. amurensis* Kom.). $2n=14$. Хабаровский край: 1) Еврейская авт. обл., Облученский р-н, 15-й км дороги на пос. Кульдур, речная отмель, 16 VII 1976, № 4871, Э. Бойко; 2) Ульчский р-н, окр. с. Солонцы, у пересыхающей протоки, 29 VI 1978, № 5071, Н. П. ($2n=14$ — Соколовская, Пробатова, 1974, 1977).

10. *A. longiaristatus* Maxim. $2n=14$. Хабаровский край: 1) Ульчский р-н, окр. с. Софийское, на отмели, 28 VII 1975, № 4200, В. Сапегина; 2) с. Солонцы, берег протоки Ухта, 29 VI 1978, № 5073, Н. П.; 3) южный берег оз. Кизи против пос. Чильба, низкий заливаемый берег, 23 VI 1978, № 5056, Н. П. ($2n=14$ — Соколовская, Пробатова, 1974).

Эти виды, относящиеся к секции *Alopecurium* рода *Alopecurus* L., — обитатели отмелей, приречных песков и галечников. Голарктический вид *A. aequalis* с почти незаметными остями очень широко распространен по всему СДВ, длинноостистый *A. longiaristatus* (рис. 1, 1) — эндемик бассейна Амура («амуро-сунгарийский элемент», по Ворошилову, 1968). В пойме Амура эти виды иногда обитают совместно, так что можно предполагать достаточно эффективную репродуктивную изоляцию. В то же время не исключено, что более длинноостистые экземпляры *A. aequalis* (например, из бассейна оз. Ханка, где *A. longiaristatus* в настоящее время не встречается) являются следствием интрогрессивной гибридизации этих видов.

11. *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern. $2n=14$. Амурская обл.: 1) г. Свободный, берег водоема, 14 VIII 1976, № 4414, Н. П.; 2) Мазановский р-н, окр. с. Новокиевский Увал, сырой луг, 27 VIII 1976, № 4446, Н. П.; Хабаровский край: 1) Верхнебуреинский р-н, окр. пос. Чегдомын, у лесного ручья, 16 IX 1976, № 4481, Н. П.; 2) окр. ж.-д. ст. Ургал, опушка лиственничника, у ручья, 17 IX 1976, № 4483, Н. П.; 3) левобережье Амура против Хабаровска, окр. пос. Приамурский, берег зарастающего озера, 14 IX 1976, № 4474, Н. П.; Приморский край, Ханкайский р-н, 18 км к югу от пос. Камень-Рыболов, на отмели р. Мельгуновки, 7 VIII 1976, № 4657, Н. П. ($2n=14$ — ХЧЦР, 1969; $2n=28$ — Жукова, Петровский, 1976).

Растения, описанные с Нижнего Амура (оз. Кизи) как var. *hirsutiflora* (позднее был принят подвид — *B. syzigachne* ssp. *hirsutiflora*), отличаются от типичной *B. syzigachne* в первую очередь густым щетинистым опушением колосковых чешуй (чешуи обычно более тонкокожистые). Кроме того, они отличаются более мелкими (0.4—0.6 мм дл.) пыльниками и очень коротковолосистыми на спинке нижними цветковыми чешуями

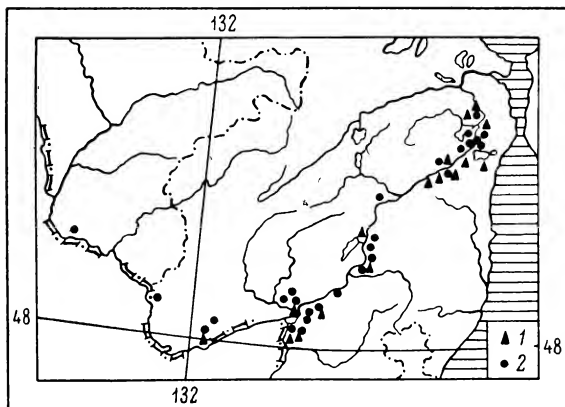


Рис. 1. Распространение на советском Дальнем Востоке *Alopecurus longiaristatus* (1) и *Glyceria leptorhiza* (2).

(часто также коротковолосистыми язычками листьев). Такие растения встречаются только в бассейне Амура, где они иногда обитают совместно с типичной *B. syzigachne*, имеющей голые колосковые чешуи и более крупные (до 1 мм дл.) пыльники; опушение цветковых чешуй и язычков на спинке отсутствует. Характерно, что даже в типовых образцах *var. hirsutiflora* присутствуют растения как с голыми, так и с опушенными колосками. Образец № 5032 из с. Воронеж также содержит примесь растений *B. syzigachne* s. str., и, кроме того, очевидно, гибриды (наблюдаются рассеянные щетинковидные шипики на колосковых и нижних цветковых чешуях). По-видимому, такое же происхождение имеет и небольшая часть растений образца *B. syzigachne* № 4481 из Чегдомына. На основании изучения обширного гербарного материала по роду *Beckmannia* Host на СДВ мы считаем, что в бассейне Амура встречаются не один, а два вида этого рода, подобно видам рода *Alopecurus* (а также — видам родов *Glyceria* R. Br. и *Eragrostis* N. M. Wolf, которые будут обсуждаться ниже). Для одного из них мы предлагаем новую номенклатурную комбинацию.

12.* *Beckmannia hirsutiflora* (Roshev.) Probat. comb. nov. (*B. syzigachne* (Steud.) Fern. *var. hirsutiflora* Roshev. 1934, Фл. СССР, 2 : 291. — *B. syzigachne* ssp. *hirsutiflora* (Roshev.) Tzvel. 1968, Нов. сист. высш. раст., 1968: 24; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 362). 2n—14. Хабаровский край: 30 км ниже Хабаровска, окр. с. Воронеж, в устье ручья на правом берегу Амура, 18 VI 1978, № 5032, Н. П.

Оба вида рода *Beckmannia* — обитатели песчано-галечных и иловатых отмелей, сырых участков берегов. *B. syzigachne* — преимущественно азиатско-североамериканский вид, широко распространенный на СДВ; *B. hirsutiflora* — амурский эндемик. Все виды рода *Beckmannia* — диплоиды (с 2n=14), однако у северной границы ареала для *B. syzigachne* (на Чукотке) было получено 2n=28 (Жукова, Петровский, 1976), это число пока еще не подтверждено. Распространение *B. hirsutiflora* на СДВ показано на рис. 2, 1.

13. *Glyceria leptorhiza* (Maxim.) Kom. 2n=20. Хабаровский край, Ульчский р-н, южный берег оз. Кизи против пос. Чильба, низкий заливаемый берег, на песке, 23 VI 1978, № 5049, Н. П. (2n=20 — Соколовская, Пробатова, 1973, 1977).

14. *G. triflora* (Korsh.) Kom. 2n=20. Амурская обл.: 1) г. Свободный, берег слабопроточного водоема, 14 VIII 1976, № 4415, Н. П.; 2) Мазановский р-н, 4 км к западу от с. Новокиевский Увал, берег небольшого озера, 25 VIII 1976, № 4444, Н. П.; 3) правобережье р. Селемджи у пос. Майский, зарастающий водоем, 30 VIII 1976, № 4454, Н. П.; 4) Сковородинский р-н, окр. ж.-д. ст. Большой Невер, у ручья в долине р. Большой Невер, 13 VI 1975, № 4029, Н. П.; Хабаровский край,

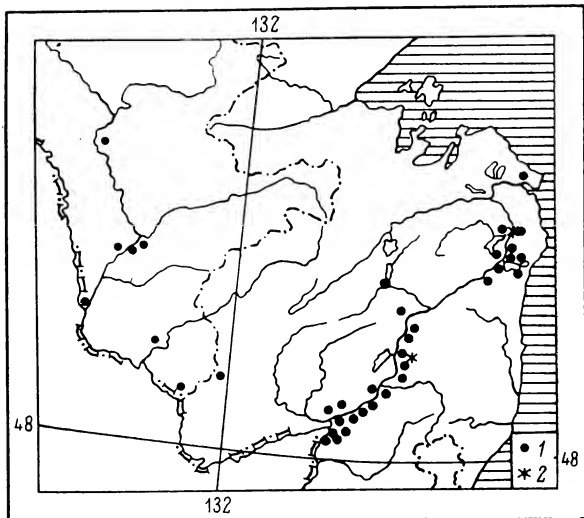


Рис. 2. Распространение на советском Дальнем Востоке *Beckmannia hirsutiflora* (1) и местонахождения гибрида *Glyceria* × *amurensis* (2).

Верхнебуреинский р-н, окр. ж.-д. ст. Ургал, опушка лиственничника, у ручья, 17 IX 1976, № 4482, Н. П. ($2n=20$ — Соколовская, Пробатова, 1973).

G. leptorhiza — самый мелкий манник флоры СДВ, с необычно тонкими для этого рода корневищами, немногочисленными (обычно до 25 в метелке), но относительно крупными колосками и узкими (около 3 мм шир.) пластинками листьев; растение отmelей и сырых затопляемых лугов; тип ареала — амурский (рис. 1, 2). Сибирско-дальневосточный вид *G. triflora* широко распространен по берегам водоемов почти на всем СДВ (отсутствует лишь в арктической части региона и на Курилах). Оба вида — диплоиды, но принадлежат они, по Н. Н. Цвелеву (1976), к разным секциям рода *Glyceria*: *Leptorhiza* (*G. leptorhiza*) и *Hydropoa* (*G. triflora*). На Нижнем Амуре (в окр. с. Солонцы Ульчского р-на Хабаровского края), где мы наблюдали совместное обитание этих видов, был обнаружен их гибрид, хотя обычно виды манника (довольно многочисленные на СДВ) не гибридизируют между собой.

Glyceria × *amurensis* Probat. sp. hybr. nov. Haec hybrida inter *G. trifloram* (Korsh.) Kom. et *G. leptorhizam* (Maxim.) Kom. intermedia est. Paniculae multispiculatae, plus minusve contractae; spiculae 7.5—13 mm lg., 7—12-florae; lemmata 3.2—4 mm lg.; foliorum laminae 4.2—7 mm lt. — *Typus*: «Prov. Chabarovsk, distr. Ulschensis, in viciniis pag. Solontzy, pratum humide in valle fl. Amur, 1 VII 1978, N. Probatova» (LE, isotypus—VLA).

Гибридные растения отличаются от *G. leptorhiza* гораздо более многочисленными (свыше 30) в метелке колосками, более широкими (4.2—7 мм шир.) и более жесткими пластинками листьев, а от *G. triflora* — сжатými или слабораскидистыми метелками, более крупными (7.5—13 мм дл.) и более многоцветковыми (7—12 цв.) колосками; нижние цветковые чешуи до 4 мм дл.; тычинок 2—3, пыльники 1.3—1.5 мм дл., иногда недоразвитые. Известные нам 3 местонахождения гибрида в разных частях бассейна Амура (кроме вышеуказанного, близ с. Игнашино Сковородинского р-на Амурской обл. и у оз. Джонка в Нанайском р-не Хабаровского края — VLA).

15. *Caltha natans* Pall. ex Georgi. $2n=32$. Амурская обл.: 1) Мазановский р-н, правобережье р. Селемджи у пос. Майский, зарастающий водоем, 30 VIII 1976, № 4453, Н. П.; 2) Джелтулакский р-н, окр. пос. Тындинский, затопленная болотистая низина на правом берегу р. Тынды, в воде, 6 VI 1975, № 4009, Н. П.; Хабаровский край, Ульчский р-н, окраина

с. Мариинского, в воде у берега оз. Новицкого, 20 VI 1978, № 5037, Н. П. ($2n=16$ — Packer, 1964; $2n=32$ — Жукова, Петровский, 1975). Обычно — плавающее растение озер и стариц; восточносибирско-североамериканский вид. На СДВ вид чаще всего встречается в северной части бассейна Амура и в прилегающих к нему северных районах; однако он едва заходит в пределы Дальневосточной Арктики, а на Сахалине и Курилах отсутствует. Впервые для СССР число хромосом у *C. natans* было изучено на материале с верховьев р. Анадырь (Жукова, Петровский, 1975): было получено тетраплоидное число хромосом $2n=32$, хотя ранее для вида было известно из Канады только диплоидное число $2n=16$ (Packer, 1964). Мы установили, что в бассейне Амура также обитает тетраплоидная раса вида. Возможно, в азиатской части своего ареала *C. natans* представлен исключительно тетраплоидной расой в отличие от североамериканской части, где распространена диплоидная раса. Не исключено, что в Азии и в Америке этот вид представлен различными подвидами, поэтому необходимо изучение закономерностей распространения кариологических рас в пределах его ареала. *C. natans* — своеобразное растение с белыми цветками, очень многочисленными мелкими листовками, плавающими листьями и стеблями, занимает очень обособленное положение среди калужниц флоры СДВ и выделяется в последнее время в самостоятельный род *Thacla natans* (Pall.) Deyl et Soják (Черепанов, 1973).

16. *C. sibirica* (Regel) Makino (*C. arctica* R. Br. ssp. *sibirica* (Regel) Tolm.). $2n=28$. Амурская обл., Джелтулакский р-н, окр. пос. Тындинский, правобережье р. Тынды, заболоченная низина, 6 VI 1975, № 4007, Н. П. ($2n=56$, ≈ 70 — ХЧЦР, 1969; $2n=32$ — Крогулевич, 1971). Широко распространенное на СДВ растение; А. И. Толмачев (1955 : 156) отмечал, что это «обычайший вид *Caltha* в бассейне Амура». Восточносибирско-дальневосточный бореальный вид; обитает на глинистом субстрате у краев водоемов, вдоль ручьев; иногда встречается плавающая форма. Мы выявили у *C. sibirica* новое число хромосом $2n=28$; столь малое число ранее для этого вида не приводилось, но для *C. palustris* L. оно уже было известно среди других чисел хромосом (ХЧЦР, 1969). В литературе для *C. sibirica* наряду с $2n=56$ и 70 ($x=7$) недавно было приведено (Крогулевич, 1971) также $2n=32$ ($x=8$). Отсюда следует, что в роде *Caltha* L. наблюдаются два основных числа хромосом: $x=7$ и 8, но первое из них встречается, по-видимому, гораздо реже второго. Два основных числа хромосом в пределах вида у калужницы (*C. sibirica*, *C. palustris*) нуждаются в новых подтверждениях.

17. *Potentilla supina* L. $2n=28$. Приморский край, Ханкайский р-н, окр. с. Новоселище, луг, у дороги, 10 VIII 1975, № 4905, Э. Рудыка; Хабаровский край, окр. с. Сарапульское, щебнистый берег Амура, 30 VIII 1979, № 5596, В. Селедец. $2n=42$. Хабаровский край, Ульчский р-н, берег Амура у пристани Богородское, 2 VII 1978, № 5097, Н. П. ($2n=28$, 42 — ХЧЦР, 1969). Трехкратное определение числа хромосом показало, что в пределах этого вида на СДВ существуют две полиплоидные расы, причем в более южной части бассейна Амура было выявлено $2n=28$, а в северной (низовья Амура) — $2n=42$. Эти же два числа были установлены у *P. supina* и в Забайкалье, хотя большинство авторов указывают для *P. supina* $2n=28$. Голарктический вид *P. supina* на СДВ встречается лишь в Приморье и Приамурье, где обитает по берегам рек, а также на нарушенных местообитаниях. Близкий эндемичный вид *P. amurensis* Maxim., обитающий на отмелях Амура, еще не исследован в кариологическом отношении.

18.* *Gratiola japonica* Miq. $2n=16$. Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, окр. пос. Приамурский, илистый берег озера, 14 IX 1976, № 4473, Н. П. В СССР встречаются два вида рода *Gratiola* L.; один из них, восточноазиатский *G. japonica* — типичный обитатель илистых и песчаных отмелей озер, проток и стариц Амура. Для *G. japonica* мы выявили $2n=16$, в то время как для *G. officinalis* L. указывается

$2n=32$. Диплоидное число хромосом $2n=16$ было известно лишь у *G. virginiana* L. (ХЧЦР, 1969).

19. *Limosella aquatica* L. $2n=40$. Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, окр. пос. Приамурский, илистый берег небольшого водоема, 14 IX 1976, № 4475, Н. П. ($2n=36, 40$ — ХЧЦР, 1969). Характерный вид отмелей; почти космополит, очень широко представлен и на СДВ. Число хромосом у этого вида изучено в СССР впервые. У большинства авторов для *L. aquatica* также приводится $2n=40$ (ХЧЦР, 1969).

20.* *Trapella sinensis* Olivier. $2n \approx 50$. Хабаровский край, левобережье Амура в 12 км выше Хабаровска, песчаный остров между протоками Пензенской и Бешеной, пересыхающий водоем, 21 VIII 1980, № 5793, Н. П. Восточноазиатский вид монотипного рода, выделяемого в последнее время в особое сем. *Trapellaceae*. Распространен преимущественно в бассейне Амура (а также на юге Приморья), где обитает в мелководных слаботекущих или стоячих водоемах; известен своей способностью выживать в крайних условиях гидрологического режима. Вид был исследован нами у северной границы своего ареала, причем число хромосом приводится впервые для рода (и семейства). Судя по данным, приведенным в ХЧЦР (1969) для близкородственного сем. *Pedaliaceae*, у *T. sinensis*, возможно, окажется тетраплоидное число хромосом $2n=52$ (при $x=13$) или гексаплоидное число $2n=48$ ($x=8$).

Из вышеизложенных данных видно, что большинство изученных нами видов и в особенности растения отмелей — диплоиды. Для гидрофитов более характерны различные уровни полиплоидии (например, *Nymphoides peltata*, $x=6$; *Trapella sinensis*, $x=4$ или 6), так как многие водные виды — представители теплолюбивых флор, находящиеся у северного предела распространения; в этом случае полиплоидия, очевидно, способствует выживанию, расширяя приспособительные возможности видов.

Интересной особенностью амурской флоры отмелей являются «пары» видов у злаков (и, по-видимому, не только у злаков, но и, например, у лапчаток — *Potentilla supina* и *P. amurensis*, ромашек — *Matricaria perfoliata* Merat (*M. inodora* L.) и *M. limosa* (Maxim.) Kudo), где один из видов имеет очень широкое распространение, а другой локализован в бассейне Амура; в пойме Амура эти виды нередко обитают совместно. Это — *Alopecurus aequalis* и *A. longiaristatus*, *Glyceria triflora* и *G. leptorhiza*, *Beckmannia syzigachne* и *B. hirsutiflora*. Четвертый пример такой «пары» видов мы обнаружили в роде *Eragrostis*. По Амуру проходит северная граница ареала этого преимущественно тропического и субтропического рода. Один из видов его — *E. pilosa* (L.) Beauv. — распространен очень широко (и имеет более широкую экологическую амплитуду), другой вид (его описание приводим ниже) локализован в бассейне Амура. Оба встречаются на амурских отмелях и иногда обитают совместно.

Eragrostis amurensis Probat. sp. nov. Planta annua; culmi numerosi, in nodis inferioribus geniculatocurvati vel erecti, 10—30 cm alt. Paniculæ 5—17 cm lg., in axillis ramulorum inferiorum longe pilosae. Spiculæ 2.8—5 mm lg., 1—1.3 mm lt. Tota planta (axis et ramuli paniculae, culmi sub inflorescentia vel tota longitudine, vaginae et laminae foliorum sub secundum carinam et nervos) glandulosa, glandulis crateriformibus.

Т у п у s: Regio Amurensis, ad ripam fl. Zeja contra ostium fl. Bekeldoul Major, in loco inundato arenoso, 31 VII 1914, n° 574, I. Prochorov et O. Kuzeneva (LE).

Habitat in locis arenosis zonae inundatae amurensis.

Species nostra a propinqua *E. pilosa* (L.) Beauv. s. l. praesentia glandularum crateriformium, ab *E. minor* Host pilis longis in axillis ramulorum inferiorum panicularum, spiculis angustis parvis et habitu communi differt.

Однолетник; стебли многочисленные, в нижних узлах коленчато-согнутые или прямые, 10—30 см выс. Метелки 5—17 см дл., в пазухах нижних веточек с длинными волосками. Колоски 2.8—5 мм дл., 1—1.3 мм шир. Все растение (ось и веточки метелки, стебли под соцветием или на всем

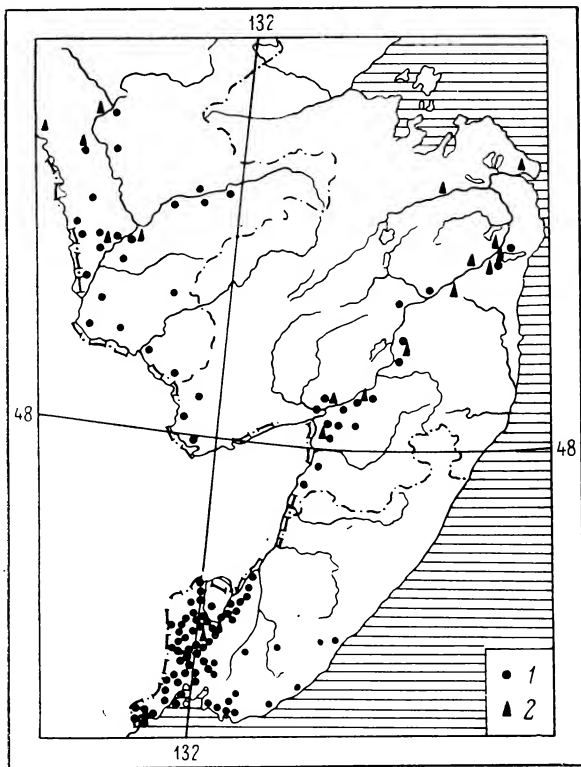


Рис. 3. Распространение на советском Дальнем Востоке *Eragrostis pilosa* (1) и *E. amurensis* (2).

протяжении, влагалища и пластинки листьев снизу по килю и жилкам) покрыто широкобокальчатыми железками.

Т и п: Амурская обл., берег р. Зеи против устья р. Большой Бекельдеуль, песчаная отмель, 31 VII 1914, № 574, И. Прохоров и О. Кузенева (LE).

П а р а т и п ы: Нижний Амур, на песчаных берегах Амура между Софийском и Хабаровкой, 20 VII 1872, Августинович (LE); берег р. Амгунь у с. Демьяновка, 24 VIII 1928, № 822, И. В. Кузнецов (LE); Хабаровский край, бассейн Амура ниже Хабаровска, берег оз. Дарга, галечник, 30 VI 1962, Н. Пробатова (VLA).

Обитает на песчаных отмелях по Амуру.

От *E. pilosa* (L.) Beauv. s. l., к которому близок, описываемый вид отличается наличием железок, от *E. minor* Host — длинными волосками в пазухах нижних веточек метелок, узкими мелкими колосками и общим габитусом. Бокальчатые железки овальные, менее крупные и менее глубокие, чем у *E. minor*.

Н. Н. Цвелев (1968) сообщает о разновидности *E. minor* var. *robortovskii* Tzvel. (из Центральной Азии) без бокальчатых железок, всегда имеющихся у этого вида (но всегда отсутствующих у *E. pilosa*). Возможно, что в обоих случаях это объясняется гибридизацией между этими видами в прошлом. В настоящее время *E. minor* на Амуре не встречается. Образец *E. pilosa* с очень рассеянными железками из Уссурийска (LE), собранный на опытном поле, возможно, является спонтанным гибридом *E. pilosa* и *E. minor*. Последний вид — редкое заносное на СДВ растение, расселение которого, возможно, сдерживается здесь «местным» видом *E. pilosa*. Распространение *E. pilosa* и *E. amurensis* на СДВ показано на рис. 3.

Бассейн Амура с его большой протяженностью как с юга на север (от оз. Ханка и впадающих в него рек до низовьев Амура), так и с запада на

восток являлся «перекрестком» путей миграции южных теплолюбивых видов на север (*Gratiola japonica*, *Centipeda minima*, *Penthorum humile*, *Trapella sinensis*, *Monochoria korsakowii* Regel et Maack, *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Actinostemma lobatum* (Maxim.) ex Franch. et Savat и др.), а сибирских — на восток (*Caltha sibirica* и др.). Кроме того, в амурской флоре наблюдается довольно значительный эндемизм. К числу эндемиков бассейна Амура (амуро-сунгарийский элемент) относятся уже упоминавшиеся нами виды — *Alopecurus longiaristatus*, *Beckmannia hirsutiflora*, *Glyceria leptorhiza*, *Fimbristylis verrucifera*, *Eragrostis amurensis*. Эндемизмом Амура являются также виды отмейей, указанные Ворошиловым (1968): *Juncus amuricus* (Maxim.) V. Krecz. et Gontsch., *Stellaria inundata* Worosch., *Veronica maximowicziana* Worosch., *Gnaphalium mandshuricum* Kirp., *Rumex amurensis* Fr. Schmidt ex Maxim., *Symphyllocarpus exilis* Maxim., *Cyperus limosus* Maxim., *Rorippa microsperma* (DC.) Bailey, *Polygonum franchetii* Worosch., *P. tenuissimum* A. Baran. et Skvorts. ex Worosch., *Potentilla amurensis*, *Matricaria limosa*. У этих видов числа хромосом, насколько нам известно, еще не изучены. Бассейн Амура несомненно явился ареной мощных видообразовательных процессов, проходивших в условиях особого гидрологического режима, отчасти в результате столкновения миграционных потоков сибирской и южноазиатской флор. Эндемизм наиболее выражен среди растений флоры отмейей Приамурья, где многие изученные в кариологическом отношении виды являются диплоидами.

Амурская флора отмейей безусловно заслуживает дальнейшего специального изучения.

Авторы благодарят В. Н. Ворошилова, В. С. Новикова, Э. Г. Рудыка, Н. Н. Цвелева и С. К. Черепанова за большую помощь при обработке материала и написании этой статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Ворошилов В. Н. (1968). Об отмейейной флоре умеренных областей муссонного климата. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 68. — Егорова Т. В. (1976). Сем. *Cyperaceae* Juss. В кн.: Флора европейской части СССР, 2, Л., Наука. — Жукова П. Г., Коробков А. А., Тихонова А. Д. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. Бот. ж., 62, 2. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. Бот. ж., 61, 7. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. Бот. ж., 62, 8. — Круглевич Р. Е. (1971). Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск. — Круглевич Р. Е. (1976). Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Нечаев А. П., Гапека З. И. (1970). Эфемеры межливневой полосы берегов Нижнего Амура. Бот. ж., 55, 8. — Смольянинова Л. А. (1961). Род *Stenojka* — *Centipeda* Lour. В кн.: Флора СССР, 26. М.; Л., Изд. АН СССР. — Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1973). Числа хромосом дальневосточных видов *Glyceria* R. Br. Бот. ж., 58, 9. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1974). Числа хромосом некоторых видов *Alopecurus* L. флоры СССР. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. (1977). Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока. Бот. ж., 62, 8. — Толмачев А. И. (1955). К познанию калужниц Дальнего Востока. Бот. мат. (Ленинград), 17. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. А. А. Федорова. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1968). Сем. *Gramineae* Juss. В кн.: Растения Центральной Азии, 4. Л., Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. I—XXX). Л., Наука. — Löve A. (1972). IOPB chromosome number reports, 38. Taxon, 21, 5—6. — Löve A. (1978). IOPB chromosome number reports, 59. Taxon, 27, 1. — Mehra P. N., Sachdeva S. K. (1975). Cytology of some Western Himalayan *Cyperaceae*. Cytologia, 40, 3—4. — Mehra P. N., Sachdeva S. K. (1976). Cytology of some sedges from NW India. Cytologia, 41, 3—4. — Ornduff R. (1970). Cyto geography of *Nym-*

phoides (*Menyanthaceae*). Taxon, 19, 5. — P a c k e r J. G. (1964). Chromosome numbers and taxonomic notes on western Canadian and Arctic plants. Canad. J. Bot., 42, 4.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский
государственный университет.

Получено 22 V 1980.

S U M M A R Y

Chromosome numbers of 20 vascular plant spp. from the Amur River basin have been obtained, six of them have been investigated for the first time. A new species of *Eragrostis* and a new hybrid in *Glyceria* are described, a new combination in *Beckmannia* is proposed. Predominance of diploids has been revealed, especially in the bank flora, which is represented mostly by endemics of the Amur River basin.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.84 : 581.82.12 : 582.475

В. М. Еремин

АНАТОМИЯ КОРЫ ВИДОВ РОДА *LARIX* (PINACEAE)
СОВЕТСКОГО СОЮЗАV. M. EREMINE. THE ANATOMY OF BARK IN THE SPECIES OF THE GENUS
LARIX (PINACEAE) FROM THE SOVIET UNION

Описана анатомическая структура коры 7 видов рода *Larix*, распространенных на территории Советского Союза. Для исследования брали деревья из оптимальных условий естественных местообитаний вида. Все исследованные виды характеризуются сходством внутреннего строения коры, но по совокупности анатомических признаков возможно четкое разграничение рядов (серий) и видов.

Род *Larix* Mill. по числу входящих в него видов значительно уступает таким родам сем. *Pinaceae*, как *Abies*, *Picea*, *Pinus*. Он включает, по данным разных авторов, от 10 до 25 видов (Сукачев, 1931; Тахтаджян, 1956). Для СССР указывается от 7 до 11 видов (Уханов, 1949; Соколов, Связева, 1965; Бобров, 1978). Нет единого мнения и о видовом составе лиственниц, произрастающих на территории СССР.

Много неясного таит в себе систематика рода *Larix*. Наиболее подробно она изложена в работах Е. В. Будкевич (1956) и Е. Г. Боброва (1972, 1978). По анатомическому строению вторичной древесины, имеющей огромное значение для решения филогенетических вопросов многих таксонов высших растений (Ярмоленко, 1933; Яценко-Хмелевский, 1946, 1954, 1978; Будкевич, 1961; Чавчавадзе, 1979), виды *Larix* исключительно однообразны. Согласно Будкевич (1956), микроскопические признаки древесины из-за однотипности их строения не могут использоваться для определения видов. Кроме того, они не всегда совпадают с морфологическими признаками, положенными в основу разделения рода на секции. Исследования анатомической структуры коры *Larix* интересны как для разрешения практических вопросов в связи с ее использованием, так и для диагностики и филогении.

Целью наших исследований было изучение анатомического строения коры у представителей рода *Larix*, произрастающих в СССР, для выявления диагностических признаков на уровне рядов (серий) и видов и установления связи анатомических признаков с морфологическими.

Образцы коры для исследования брались в октябре—апреле 1969—1980 гг. с деревьев 20—120-летнего возраста, произраставших преимущественно в естественных насаждениях и не имевших внешних признаков повреждения болезнями и вредителями. У трех деревьев каждого вида исследовали 1—2-летние стебли и стволы на различной высоте (1.3 м от поверхности почвы, на уровне середины ствола и из стволовой части в середине кроны). Образцы коры, взятые в указанных точках ствола, фиксировали в 96%-м спирте и выдерживали в смеси спирта и глицерина (1 : 1). Срезы коры изготавливали на санном микротоме с замораживающим столиком и по общепринятой в анатомии растений методике готовили постоянные препараты. Часть образцов коры передана на хранение в Музей Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), препараты

хранятся на кафедре ботаники Воронежского государственного педагогического института (ВГПИ). Перечень исследованных видов и районы сбора образцов приведены в табл. 1. Внутривидовую систематику *Larix* мы приводим по данным Боброва (1978), который отказывает в ранге вида *L. amurensis* и *L. sukaczewii* в связи с их гибридным происхождением. Не настаивая на видовой самостоятельности этих лиственниц, мы поместили эти виды в соответствующие ряды (серии), принимая во внимание их генетическую близость с *L. gmelinii* и *L. sibirica*.

ТАБЛИЦА 1
Исследованные виды секции *Larix* рода *Larix*

Таксон	Место сбора образцов
1. Ряд <i>Kaempferanae</i> Sukacz. <i>L. kamtschatica</i> (Rupr.) Carr.	О. Сахалин
2. Ряд <i>Olgensiformes</i> Kolesn. ex. Bobr. <i>L. olgensis</i> A. Henry	Приморский край
3. Ряд <i>Paucisquamatae</i> Sukacz. <i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr. <i>L. amurensis</i> Kolesn.	Амурская обл., Якутская АССР Хабаровский край
4. Ряд <i>Eurasiaticae</i> Sukacz. <i>L. sibirica</i> Ledeb. <i>L. sukaczewii</i> Dylis	Красноярский край Воронежская обл.
5. Ряд <i>Europaeae</i> Bobr. <i>L. decidua</i> Mill.	„ „

Примечание. Названия видов даны по С. Я. Соколову, О. Я. Связевой (1965) и Е. Г. Боброву (1978).

Кора *Larix*, как и кора описанных нами ранее *Picea*, *Pinus* (Еремин, 1976а, 1978), состоит из тканей первичного (эпидерма, гиподерма, паренхима первичной коры, первичная флоэма) и вторичного (перидермы, вторичная флоэма) происхождения. Топография тканей стеблей в начале и конце вегетационного сезона показана на рис. 1 и 2. Гистологический состав коры ствола значительно проще по сравнению с таковыми у 1—2-летних стеблей, так как включает живую вторичную флоэму и корку (рис. 3). Толщина коры в старых стволах достигает 10 см и более.

Молодой стебель в поперечном сечении лопастной из-за хорошо выраженных листовых подушек. Эпидерма у всех видов *Larix* состоит из клеток, несколько вытянутых по оси побега. Кутикула хорошо развита. Некоторые эпидермальные клетки образуют простые многоклеточные трихомы, устьиц нет. Эпидермальные клетки отмирают в конце первого вегетационного сезона, но могут и сохраняться на побегах до 3 лет и более.

Гиподерма разной толщины, обычно 1—5-слойная. Клетки ее вытянуты вдоль оси побега (длина клеток 700 мкм и более), плотно сомкнуты, в поперечном сечении многоугольные. Стенки клеток сильно утолщенные и одревесневшие. Наиболее мощно развита гиподерма во впадинах между листовыми подушками. С ухудшением условий обитания (повышение грунтовой влаги, понижение температуры воздуха, сокращение периода вегетации) мощность развития гиподермы значительно снижается (Еремин, Сивак, 1978).

Внутри от гиподермы широким поясом расположена основная паренхима, граничащая с проводящими пучками. Паренхимная зона довольно четко разделена на две части: внешнюю, входящую в состав листовых подушек, и внутреннюю, образующую первичную кору стебля. Внешние клетки тонкостенные, в поперечном сечении овальные, вытянутые в радиальном направлении, пластид не содержат. Они составляют воздухоносную ткань листовых подушек. Обычно в каждой листовой подушке среди клеток воздухоносной ткани расположены довольно крупные (диаметр более 200 мкм) смоловместилища. Они выстланы изнутри мел-

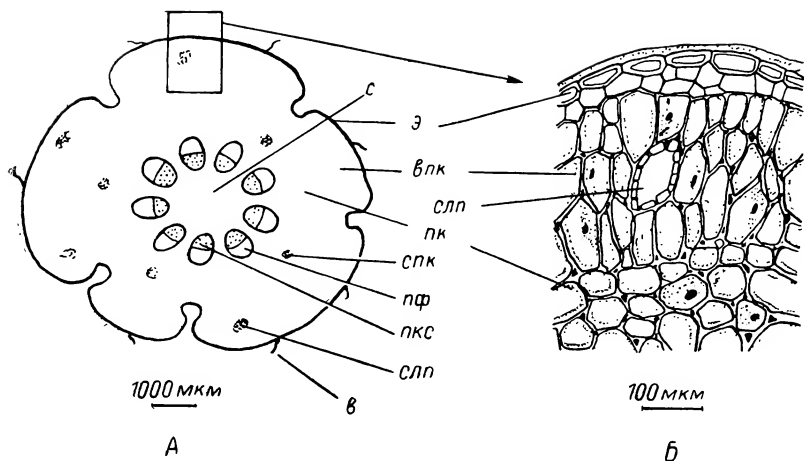


Рис. 1. Схема расположения тканей на поперечном срезе стебля в первичном строении у *Larix sibirica*.

А — общий вид, Б — деталь периферической части стебля. э — волосок, влк — внешняя зона первичной коры, пк — внутренняя зона первичной коры, пф — первичная флоэма, пкс — первичная ксилема, с — сердцевина, слп — смоловместилище листовых подушечек, спк — смоловместилище первичной коры, э — эпидерма.

кими, вероятно, выделительными, клетками. Многие авторы называют их смоляными ходами (Цабель, 1865; Лотова, 1970а; Михайленко, 1970), но нам кажется, что эти образования лучше называть смоловместилищами, так как они заканчиваются слепо и за пределы листовых подушек не распространяются.

Первичная кора стебля сложена изодиаметрическими клетками, овальными или многоугольными в поперечном сечении; на продольных срезах они почти квадратные. Клетки богаты хлоропластами и крахмалом. Хорошо развиты межклетники. Они могут быть схизогенными, лизигенными и рекситгенными (Михайленко, 1970), последние формируются на втором и третьем годах жизни побега. Наиболее широкая (более 1 мм) первичная кора у *L. amurensis*, у других видов ее толщина не превышает 0.5 мм. Уже в однолетних стеблях *L. sibirica*, *L. kamtschatica*, *L. olgensis* клетки первичной коры нередко превращаются в склереиды, причем с возрастом число их увеличивается. Склереиды обычно звездчатые (типичные астросклереиды), располагаются одиночно или небольшими группами. В клетках первичной коры изредка откладываются кристаллы оксалата кальция. Обычно они кубические или мелко призматические с длиной грани 4—15 мкм; в клетке их может быть до 10 и более.

Большинство представителей сем. *Pinaceae* характеризуется наличием в первичной коре хорошо развитой смолоносной системы. У видов *Larix* она представлена довольно крупными (200 мкм и более в диаметре) шаровидными смоловместилищами (рис. 2). Число их на поперечном срезе стебля различно у разных видов и увеличивается с возрастом дерева (Еремин, 1973, 1975а, б). По строению смоловместилища сходны со смоляными ходами: изнутри они выстланы тонкостенными многогранными эпителиальными клетками, окруженными снаружи сопровождающей паренхимой. Наиболее богата смоловместилищами *L. kamtschatica*. Очень часто, особенно у *L. amurensis*, в первичную кору входят шарообразные окончания горизонтальных смоляных ходов, проходящих в середине флоэмных лучей. С возрастом число и размеры этих головчатых образований увеличиваются. Переходя в состав ритидома после заложения внутренних слоев перидермы, они отмирают, но долго остаются заполненными живицей. На молодых стволиках с зеркальной корой они заметны даже невооруженным глазом как небольшие вздутия, напоминающие смоляные линзы у видов *Abies*.

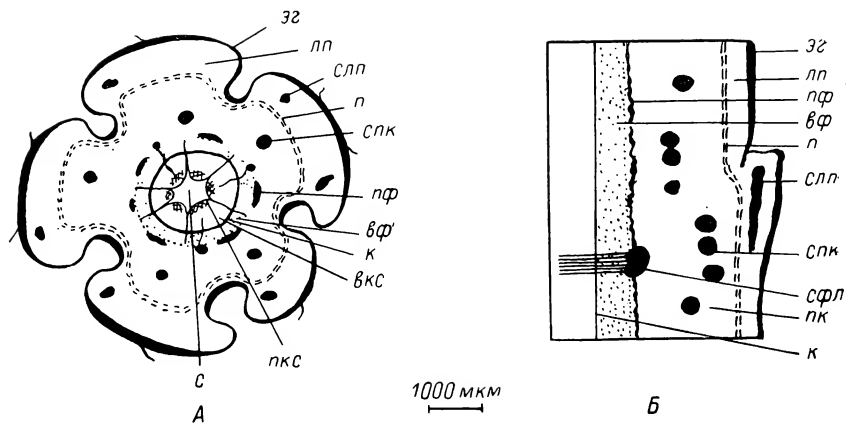


Рис. 2. Схема расположения тканей в однолетнем стебле вторичного строения у *Larix sibirica*.

А — поперечный срез, Б — радиальный срез. вкс — вторичная ксилема, вф — вторичная флоэма, к — камбий, лп — листовые подушки, п — перидерма, сфл — смоловместилища флоэмных лучей, зг — эпидерма и гиподерма. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Формирование перидермы (в условиях Воронежа) у видов *Larix* начинается в мае. Феллоген вычленяется из периферических клеток первичной коры, граничащих с воздухоносной тканью. К середине июня феллема полностью отделяет листовые подушки от первичной коры, а в июле клетки воздухоносной ткани полностью отмирают. В начале августа, т. е. примерно на две недели позже, чем у видов *Pinus* (Еремин, 1978), перидерма заканчивает формирование. В однолетних стеблях к концу вегетационного периода феллема состоит из 2—4 рядов тонкостенных клеток, очертания которых в поперечном сечении в силу их деформации довольно разнообразны. Общая ширина слоя феллемы составляет 150 мкм; клетки феллемы, прилегающие к феллогену, содержат многочисленные мелкие призматические кристаллы оксалата кальция. У *L. sukaczewii* и *L. sibirica* в однолетних стеблях обнаружена гетерогенная феллема: среди клеток типичной губчатой феллемы имеются клетки каменистой пробки, расположенные небольшими линзами. Эти линзы на второй год увеличиваются в размерах за счет образования новых клеток, и образуется почти сплошное кольцо толстостенных каменных клеток. У других видов, особенно у *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. sukaczewii*, феллема имеет четкую годичную слоистость, обусловленную наличием в ней 2—3 рядов сильно деформированных клеток на границе каждого годичного слоя. Эту особенность феллемы у некоторых видов отмечал еще J. Moeller (1882). Первая перидерма, заложившись между первичной корой и листовыми подушками, быстро становится наружной, так как отмершие листовые подушки шелушатся, и функционирует в течение 10—15 лет. С годами происходят постепенное накопление и уплотнение феллемы; поверхность стволиков становится гладкой и блестящей. В перидерме формируются чечевички, в которых в отличие от чечевичек древесных лиственных пород выполняющая ткань представлена толстостенными плотно сомкнутыми клетками. Гладкую поверхность обычно имеет ствол в своей верхней трети (в области кроны), здесь же происходит заложение повторных перидерм, формирующихся сначала более глубоко в первичной коре, а затем и во вторичном лубе. Феллема повторных перидерм гетерогенная. Типичные каменистые клетки с толстыми одревесневшими стенками имеют только *L. olgensis* и *L. sukaczewii*. У других видов развитие перидермы начинается с образования феллогеном 5—10 рядов клеток феллемы, имеющих почти правильные прямоугольные очертания и не очень толстые (3—9 мкм) слабоодревесневшие стенки. Эти клетки расположены на границе с мертвой флоэмой ритидома. У *Larix* наблюдается и другая инте-

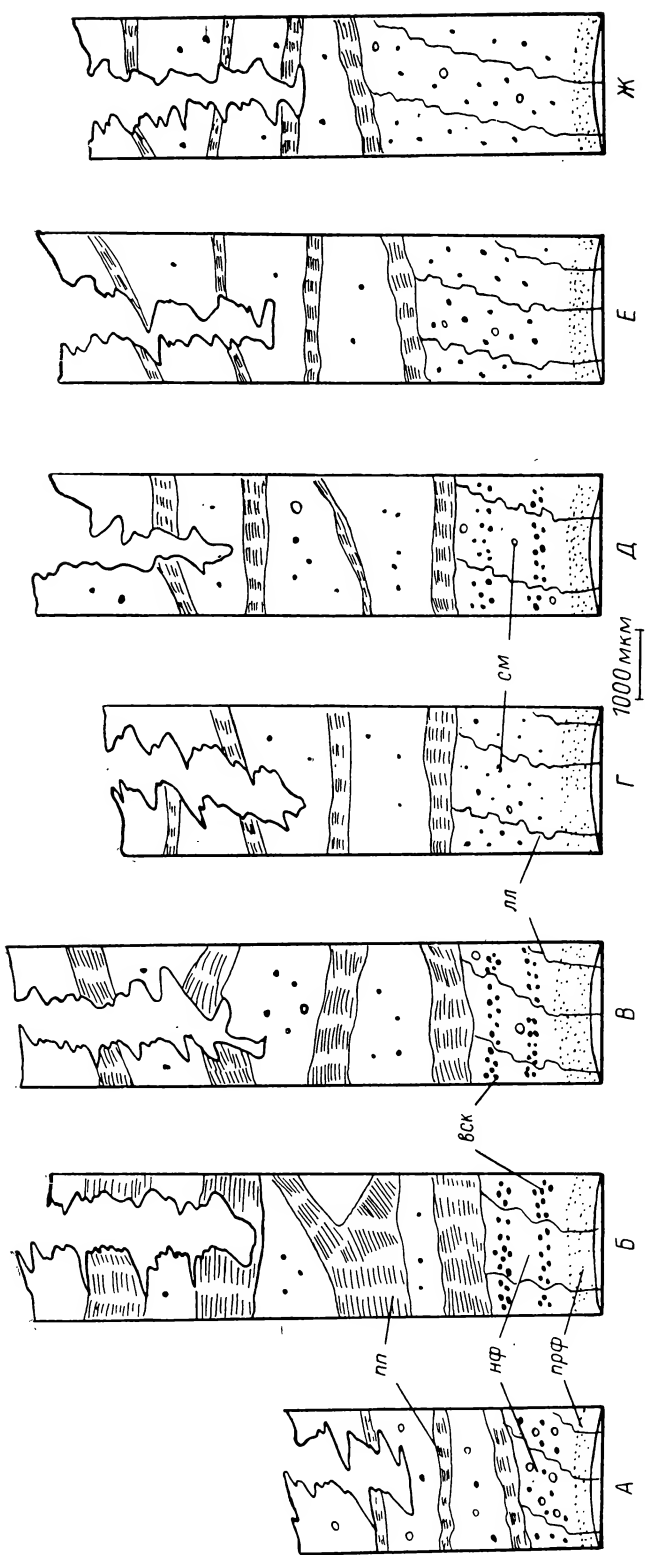


Рис. 3. Схемы расположения тканей на поперечном срезе коры в нижней части ствола.

А — *Larix kalmishensis*, Б — *L. olgensis*, В — *L. gmelinii*, Г — *L. amurensis*, Д — *L. sibirica*, Е — *L. sukaczevii*, Ж — *L. decidua*. лп — волокончатые склеренхимы, нф — лубяные лучи, нр — непроводящая флоэма, прф — проводящая флоэма, вк — повторные перидермы, см — смоловместилища.

ресная особенность: после заложения более глубоких перидерм стенки клеток феллемы и феллодермы, принадлежащих ранее образовавшимся перидермам, утолщаются и слабо одревесневают. Для *Larix* эта особенность является, по-видимому, родовым признаком (Moeller, 1882; Chang, 1954).

Ритидом у *Larix* мощный, продольно-трещиноватый, довольно грубый, серо-бурый с поверхности и красно-коричневый внутри. Степень его развития зависит от внешних условий. Например, толщина ритидома у деревьев *L. gmelinii* из урочища Ары-Мас (п-ов Таймыр) составляет 12—15, а у деревьев того же возраста из Амурской обл. — 20—25 мм (образцы коры лиственницы из Ары-Маса нам любезно предоставил сотрудник БИНа АН СССР Н. В. Ловелиус). Надо заметить, что в этих точках СССР климатические условия значительно различаются. Если для Ары-Маса средняя температура января равна -34°C , июля $+12^{\circ}\text{C}$, количество осадков за год 180 мм, продолжительность вегетационного периода 60 дней, то для Амурской обл. (район станции Тыгда) эти показатели соответственно равны: -26° , $+20^{\circ}\text{C}$, 450 мм, 201 день (Еремин, Сивак, 1978; Хайруллин, 1978).

По мере продвижения на север уменьшаются ширина повторных перидерм и расстояния между ними. Например, на Таймыре у *L. gmelinii* перидермы имеют ширину 0.5—0.6 мм и отстоят одна от другой на 1—2 мм, в Амурской обл. они более широкие (0.9—1 мм), расстояние между ними составляет 2—4 мм.

Первичная флоэма расположена отдельными участками между первичной корой и вторичной флоэмой. Уже в мае она прекращает функционировать, а к середине вегетационного сезона все ее элементы сильно деформируются. Сложена эта ткань проводящими и запасающими элементами (аксиальной паренхимой). Последняя располагается среди ситовидных элементов цепочками по 2—7 клеток. Ситовидные элементы первичной флоэмы представлены прозенхимными остроконечными клетками длиной около 300 мкм; ситовидные поля слабо дифференцированы, по стенкам клеток они распределены более или менее равномерно. Вторичная флоэма в проводящей зоне, как и у других сосновых, сложена проводящими и запасающими элементами, к которым в непроводящей зоне добавляются механические элементы. Дифференциация вторичной флоэмы на две зоны (внутреннюю, проводящую, прилегающую к камбию, шириной до 0.4 мм, и внешнюю, непроводящую, шириной 3 мм и более, расположенную между проводящей флоэмой и ритидомом) происходит уже на второй год.

Проводящие элементы вторичной флоэмы — ситовидные клетки длиной до 4 мм, со скошенными концами. Длина наклонных стенок достигает 0.4 мм и более. В поперечном сечении ситовидные клетки более или менее прямоугольные, тангентальные размеры поперечных сечений клеток превышают радиальные (например, у *L. decidua* они равны соответственно 30—35 и 20—25 мкм, у *L. amurensis* — 28—30 и 20—22 мкм). На радиальных и наклонных стенках очень плотно, практически касаясь друг друга, располагаются многочисленные ситовидные поля (до 200 в каждой клетке), почти 60% из них сосредоточены на наклонных стенках. Большая часть ситовидных полей в очертании эллиптическая, вытянутая перпендикулярно продольной оси клетки. Наибольший диаметр поля достигает 20—25 мкм. В средней части клеток ситовидные поля округлые, диаметром 9—15 мкм и расположены друг от друга на расстоянии от 10 до 40 мкм. Форма ситовидных полей на наклонных стенках отражает, на наш взгляд, филогенетическую специализацию проводящих элементов (Еремин, 1976б).

На поперечном срезе ситовидные клетки в проводящей флоэме расположены правильными радиальными рядами (рис. 4), число их в ряду (в хороших условиях обитания) достигает 10—14, но с ухудшением условий уменьшается. Проводящая флоэма у деревьев *L. gmelinii* из урочища Ары-Мас имеет ширину 100—110 мкм, число клеток в ряду 6—7, радиаль-

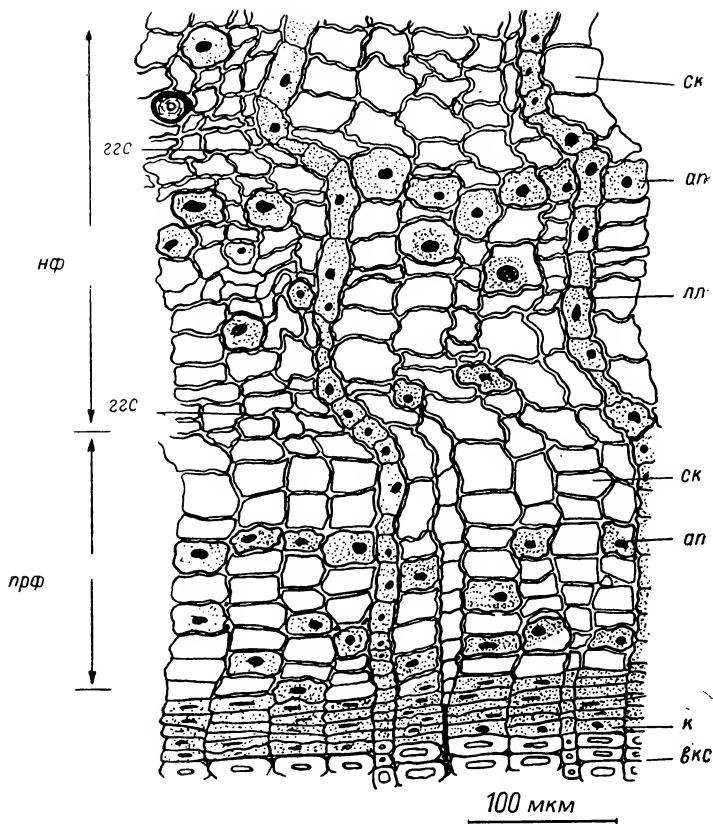


Рис. 4. Вторичная флоэма в стволовой части на поперечном срезе у *Larix kamtschatica*. ап — аксиальная паренхима, ггс — граница годичного слоя, ск — ситовидные клетки, нф — непроводящая флоэма. Остальные обозначения, как на рис. 2 и 3.

ный размер клеток 17 ± 0.3 мкм. У деревьев этого же вида из Амурской обл. эти значения соответственно равны 300—350 мкм, 10—12 клеток и 25 ± 0.9 мкм. Ухудшение климатических условий вызывает уменьшение не только числа и размеров откладываемых элементов, но и соотношения числа образованных элементов во флоэме и ксилеме. Так, у деревьев из Амурской обл. отношение числа трахеид к числу ситовидных клеток составляет 45 : 12, у деревьев из урочища Ары-Мас — 7 : 7 или 6 : 7. Факт изменения соотношения ситовидных клеток и трахеид, откладываемых камбием за вегетационный сезон, под влиянием экологических условий подтвердился и при сравнении коры *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* из разных географических точек, *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *P. obovata* на почвах разной влажности и при разной освещенности, *Pinus hamata* и *Picea orientalis* на разных высотах над уровнем моря. Мы полагаем, что отмеченный нами этот факт для *L. gmelinii* и подтверждение его на примере других видов дает основание для формулировки следующего правила: при ухудшении условий обитания изменяется соотношение между элементами древесины и флоэмы, отложенных камбием за год. В неблагоприятных условиях элементов флоэмы откладывается столько же, сколько и элементов древесины, или даже больше.

Аксиальная паренхима в годичном слое вторичной флоэмы обильная. У *L. amurensis* она диффузная, у других видов клетки ее расположены двумя довольно рыхлыми прерывистыми тангентальными полосами. Помимо этого, имеются и одиночные клетки. Стенки клеток тонкие, не более 1.5 мкм, только у *L. olgensis* они имеют толщину 2—3.5 мкм.

Горизонтальная паренхима: флоэмные лучи довольно многочисленны в 1—2-летних стеблях (до 100 лучей на 1 мм² тангентального среза флоэмы), число их значительно уменьшается в стволовой части (25—30 лучей на 1 мм² тангентального среза). Лучи гетерогенные, многослойные, обычно высотой 6—10 слоев. Около 26% лучей имеют высоту более 10 слоев. Горизонтальные смоляные ходы довольно многочисленны, примерно каждый 20-й луч содержит смоляной ход, а у *L. amurensis* очень часто в одном луче находятся по 2 хода.

Непроводящая флоэма наиболее развита на середине высоты ствола, в верхней и нижней частях ширина ее практически одинакова. При переходе в непроводящую флоэму все ткани претерпевают значительные изменения. В непроводящей зоне флоэма характеризуется четкой годичной слоистостью, так как ситовидные клетки на границе годичных слоев сдавливаются, полностью теряя просвет. Паренхимные клетки несколько разрастаются, размеры их поперечного сечения по сравнению с размерами клеток в проводящей флоэме увеличиваются в 2—3 раза. Сильной деформацией и облитерацией ситовидных клеток, которых в годичном слое значительно больше, чем паренхимных, и объясняется некоторое уменьшение с возрастом ширины годичного слоя флоэмы. Флоэмные лучи, прямолинейные в проводящей зоне, становятся ступенчатыми, а у *L. olgensis* они представляют собой ломаную линию. В каждой из трех зон флоэмы (недифференцированной, проводящей и непроводящей) строение луча немного меняется, так как клетки Страсбургера, хорошо выраженные в проводящей зоне, при переходе в непроводящую частично отмирают, а оставшиеся живыми выполняют запасающую функцию.

Механические элементы во вторичной флоэме *Larix* представлены типичными волокнистыми склереидами. Кроме *Larix*, в сем. *Pinaceae* только *Pseudotsuga* имеет во вторичной флоэме склереиды такого типа (Holdheide, 1951; Chang, 1954; Srivastava, 1963, 1964), что наряду с другими признаками — отсутствием воздушных мешков у микроспор, резкой асимметричностью микропилярной части интегумента (Тахтаджян, 1956) — позволяет говорить о филогенетической близости этих двух родов (Лотова, 1970б). На поперечном сечении коры волокнистые склереиды у большинства видов лиственницы округлые, до 100 мкм в диаметре, на продольном сечении длиной до 2.5 мм. Флоэма *L. olgensis* отличается более широкими (до 150 мкм) и короткими (до 1.8 мм) склереидами. Стенки склереид толстые, с хорошо заметной слоистостью, простыми и ветвистыми поровыми каналами, заостренными, иногда разветвленными концами. Число склереид у разных видов неодинаково: на 1 мм² поперечного среза флоэмы их насчитывается 15—30 у *L. sibirica* и *L. gmelinii*, значительно меньше (от 5 до 12) — у остальных видов. У *L. sibirica* они расположены более или менее четкими полосами, у других видов — почти равномерно по всей площади среза.

Помимо смоляных ходов флоэмных лучей, которые в некоторых местах образуют шаровидные расширения, для вторичной флоэмы *Larix* характерны и изолированные шаровидные смолеместилища, подобные описанным для первичной коры. Не обнаружены они нами только у *L. olgensis*, а наиболее насыщенной ими оказалась вторичная флоэма *L. kamtschatica*. Диаметр смолеместилищ достигает 600 мкм (Еремин, 1975а, б).

Кристаллоносная паренхима во флоэме *Larix* появляется на самых ранних этапах развития побега. Кристаллы откладываются обычно в веретеновидных инициалах до их дифференциации, причем это происходит как в стеблях, так и в стволовой части. Очень редко, причем только в стволовой части, кристаллы откладываются в паренхимных клетках и после деления инициалы поперечными перегородками. У *L. amurensis* кристаллоносная паренхима развита слабо (от 5 до 8 клеток, или тяжей, на 1 мм² тангентального среза) и с возрастом ее количество не увеличивается. У *L. olgensis* кристаллоносная паренхима наиболее обильна в 1—2-летних стеблях (более 30 клеток на 1 мм²), в стволовой части ее значи-

тельно меньше (5—6). У других видов на протяжении всего ствола число клеток с кристаллами колеблется от 15 до 25 на 1 мм². Кристаллы мелко-призматические, с длиной грани 15—25 и шириной 10—11 мкм, и кубические, с длиной грани 6—8 и 12—15 мкм, т. е. заметна четкая дифференциация кристаллов по величине на 2 группы. Наиболее мелкие кристаллы у *L. decidua* и *L. amurensis*. Безусловно, у видов с крупными кристаллами встречаются и более мелкие, и наоборот, но, как правило, они расположены в разных клетках. Число кристаллов в одной паренхимной клетке от 5 до 20.

Анализируя полученные данные, мы приходим к выводу, что в анатомическом строении коры виды *Larix* характеризуются чрезвычайным сходством, это говорит о монолитности рода. В целом род *Larix* может быть ограничен от других родов совокупностью следующих особенностей анатомического строения коры: шаровидными изолированными смоловместилищами в первичной коре и вторичной флоэме, двумя прослойками паренхимы в годичном слое (исключая *L. amurensis*), смоловместилищами в листовых подушках, волокнистыми склереидами. Совокупность признаков и их сочетание позволяют, на наш взгляд, проводить видовую диагностику, и с этой целью нами составлен ключ для определения видов по анатомии коры. Признаки, имеющие диагностическое значение, сведены в табл. 2. Совокупность 2—3 признаков позволяет четко разграничить ряды (серии), выделенные Е. Г. Бобровым. Данные табл. 2 подтверждают точку зрения Боброва (1978) о том, что *L. sukaczewii* не является самостоятельным видом.

L. amurensis Б. П. Колесников (1947) считает расой *L. gmelinii*, Н. В. Дылис (1961) — гибридной группой, а С. Я. Соколов и О. Я. Связева (1965) — самостоятельным видом. Анализ наших данных позволяет нам присоединиться к последней точке зрения. Только по двум признакам из 18 эта листовница имеет сходство с *L. gmelinii*. По другим (количественным и качественным) показателям — размеру кристаллов, распределению аксиальной паренхимы и склереид, количеству лучей и кристаллоносной паренхимы — они значительно различаются.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *LARIX* ПО АНАТОМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ КОРЫ

1. Во вторичной флоэме кристаллы оксалата кальция призматические, с длиной грани 20 мкм и более, шириной 11 мкм, и кубические; с длиной грани 11—12 мкм, преобладают призматические 3
- Во вторичной флоэме преобладают кубические кристаллы, с длиной грани 6—8 мкм, призматические кристаллы имеют длину грани не более 15 мкм. Более крупные кристаллы очень редки 2
2. В годичном слое вторичной флоэмы аксиальная паренхима расположена диффузно *L. amurensis*
- В годичном слое вторичной флоэмы аксиальная паренхима в виде двух довольно четких тангентальных прослоек. *L. decidua*
3. Ритидом состоит в основном из перидермы, прослойки вторичной флоэмы узкие. Смоловместилища во вторичной флоэме отсутствуют. Толщина оболочек клеток аксиальной паренхимы 2—3 мкм *L. olgensis*
- Ритидом состоит в основном из мертвой вторичной флоэмы, перидермы узкие. Смоловместилища во вторичной флоэме имеются. Толщина оболочек клеток аксиальной паренхимы не более 1.5 мкм 4
4. Феллема однолетних стеблей гетерогенная 5
- Феллема однолетних стеблей гомогенная 6
5. Склереиды во вторичной флоэме расположены полосами, в числе 20—35 на 1 мм² поперечного среза, повторные перидермы более 1 мм шириной *L. sibirica*

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица признаков анатомического строения коры видов рода *Larix*

Таксон	Во вторичной флоэме преобладают кристаллы		Наличие во вторичной флоэме изолированных смоловместилищ	Клетки аксиальной паренхимы толстостенные (более 1,5 мкм)	Структура феллемы стеблей		Расположение аксиальной паренхимы в годичном слое		Ширина повторных перидерм		Наличие каменистых клеток в перидерме	Насыщенность флоэмы кристаллами		Количество склерид на 1 мм ² поперечного среза флоэмы		Расположение склерид на поперечном срезе		Число лубяных лучей на 1 мм ² тангентального среза флоэмы, стемпель/ствол
	крупные	мелкие			гетерогенная	гомогенная	диффузное	прослойками	более 1 мм	менее 1 мм		высокая	низкая	более 15	менее 15	равномерное	полосами	
1. Ряд <i>Kaempferanae</i> <i>L. kamischaticae</i>	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—	+	+	—	70/20
2. Ряд <i>Olgensiformes</i> <i>L. olgensis</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	50/30
3. Ряд <i>Paucisquamatae</i> <i>L. gmelinii</i> <i>L. amurensis</i>	+	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	110/40 75/25
4. Ряд <i>Eurasiaticae</i> <i>L. sibirica</i> <i>L. sukaczewii</i>	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	75/35 75/25
5. Ряд <i>Europaeae</i> <i>L. decidua</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	

Примечание. Знак «+» означает наличие того или иного признака, знак «—» — отсутствие.

- Склерейды во вторичной флоэме расположены более или менее равномерно, в числе 10—15 на 1 мм² поперечного среза, повторные перидермы менее 1 мм шириной *L. sukaczewii*
6. Число клеток с кристаллами на 1 мм² тангентального среза вторичной флоэмы 15—30, в первичной коре 1—2-летних стеблей склерейды отсутствуют, смоловместилища во вторичной флоэме очень редки, число склерейд на 1 мм² поперечного среза флоэмы 15—20 *L. gmelinii*
- Число клеток с кристаллами на 1 мм² тангентального среза вторичной флоэмы не более 10, в первичной коре 1—2-летних стеблей склерейды встречаются, смоловместилища во вторичной флоэме обильны, число склерейд на 1 мм² поперечного среза флоэмы не более 8 *L. kamschatica*

ЛИТЕРАТУРА

- Б о б р о в Е. Г. (1972). Краткий обзор видов лиственниц *Larix* Mill. Нов. сист. высш. раст., 9. — Б о б р о в Е. Г. (1978). Лесообразующие хвойные СССР. Л., Наука. — Б у д к е в и ч Е. В. (1956). Анатомическое строение древесины видов *Larix* в связи с их систематикой. Бот. ж., 41, 5. — Б у д к е в и ч Е. В. (1961). Древесина сосновых. Анатомическое строение и ключи для определения родов и видов. М.; Л., Изд. АН СССР. — Д ы л и с Н. В. (1961). Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М., Изд. АН СССР. — Е р е м и н В. М. (1973). Анатомическая структура коры курильской и ольгинской лиственниц. В кн.: Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. М., Лесная промышленность. — Е р е м и н В. М. (1975а). Анатомия смолоносной системы коры некоторых пихт, елей, лиственниц и сосен. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 3. — Е р е м и н В. М. (1975б). О различиях в анатомической структуре коры двух лиственниц. Лесн. ж., 5. — Е р е м и н В. М. (1976а). Анатомия коры видов *Picea* Советского Союза. Бот. ж., 61, 5. — Е р е м и н В. М. (1976б). К вопросу о филогенетической специализации элементов вторичной флоэмы в сем. *Pinaceae* Lindl. Лесн. ж., 2. — Е р е м и н В. М. (1978). Анатомия коры видов рода *Pinus* (*Pinaceae*) Советского Союза. Бот. ж., 63, 5. — Е р е м и н В. М., С и в а к С. В. (1978). О влиянии географического положения на анатомическую структуру коры лиственницы даурской. Лесн. ж., 4. — К о л е с н и к о в Б. П. (1947). Лиственничные леса Среднеамурской равнины. Материалы к познанию и классификации лиственничных лесов Дальнего Востока. Тр. Дальневост. базы АН СССР, сер. бот., 1. Владивосток. — Л о т о в а Л. И. (1970а). О смоловыделительной системе коры лиственниц. Вестн. МГУ, Биол., почвовед., 5. — Л о т о в а Л. И. (1970б). Сходство и различия в анатомической структуре коры лиственниц, ели, лжетсуги. Вестн. МГУ, Биол., почвовед., 6. — М и х а й л е н к о М. А. (1970). Межклетники первичной коры побегов лиственницы. Изв. Воронежск. гос. пед. инст., 412. — С о к о л о в С. Я., С в я з е в а О. Я. (1965). География древесных растений СССР. М.; Л., Наука. — С у к а ч е в В. Н. (1931). О двух новых ценных для лесного хозяйства породах. Тр. по лесн. хоз. и лесн. пром., 10. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1956). Высшие растения, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — У х а н о в В. В. (1949). Род *Larix* Mill. — Лиственница. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Х а й р у л л и н К. Ш. (1978). Климат. В кн.: Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. Л., Наука. — Ч а в ч а в а д з е Е. С. (1979). Древесина хвойных. Л., Наука. — Ц а б е л ь Н. (1865). Растительная гистология, 2. СПб. — Я р м о л е н к о А. В. (1933). Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. Сов. бот., 6. — Я ц е н к о - Х м е л е в с к и й А. А. (1946). Принципы систематики древесин. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 5. Ереван. — Я ц е н к о - Х м е л е в с к и й А. А. (1954). Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., Изд. АН СССР. — Я ц е н к о - Х м е л е в с к и й А. А. (1978). Эволюция проводящих клеток и тканей. В кн.: Жизнь растений, 4. М., Просвещение. — C h a n g Y i n g - p e. (1954). Bark structure of North American conifers. U. S. Dep. of agricult. Techn. Bul., 1095. — H o l d h e i d e W. (1951). Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, 1. F. am M. — M o e l l e r J. (1882). Anatomie der Baumrinden. Berlin. — S r i v a s t a v a L. M. (1963). Secondary phloem in the *Pinaceae*. Calif. Univ. Publ. Bot., 36, 1. — S r i v a s t a v a L. M. (1964). Anatomy, chemistry and physiology of bark. In: Intern. Rev. forest. res., 1. N. Y. — London.

Воронежский государственный
педагогический институт.

Получено 15 IV 1980.

В. Б. Касинов

ВЛИЯНИЕ ПРЕЖДЕВРЕМЕННОГО УДАЛЕНИЯ ДОЧЕРНИХ ОСОБЕЙ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ МАТЕРИНСКОЙ ОСОБИ *LEMNA MINOR (LEMNACEAE)*

V. B. KASINOV. THE INFLUENCE OF THE PREMATURE REMOVAL
OF DAUGHTER INDIVIDUALS UPON THE LIFETIME OF THE MATERNAL
INDIVIDUAL *LEMNA MINOR (LEMNACEAE)*

Преждевременное удаление нескольких первых дочерних щитков *Lemna minor* при достижении ими длины, приблизительно равной $1/2$ максимальной, вызывает ускорение дальнейшей вегетативной репродукции и резкое сокращение продолжительности жизни материнской особи. Полное прекращение репродукции вследствие самопроизвольной изоляции зачатков и меристем существенно подавляет эффект ускорения старения. Преждевременное удаление первых дочерних щитков не влияет на максимальное их число, которое способна продуцировать материнская особь.

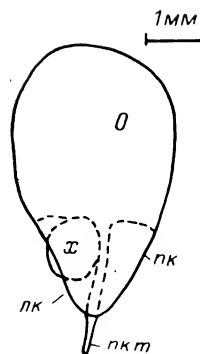
Изучение старения у рясковых было начато серией работ Е. Ashby с сотрудниками (Ashby, Wangermann, 1949; Ashby et al., 1949; Wangermann, Ashby, 1950, 1951; Wangermann, Lacey, 1953). Были установлены следующие факты. 1. Каждая особь ряски смертна. 2. Продолжительность жизни, число и размер продуцируемых данной особью дочерних особей (щитков) уменьшаются по мере увеличения порядкового номера щитка. Следует пояснить, что особь ряски продуцирует дочерние щитки поочередно и они нумеруются в соответствии с моментом их появления; моментом появления считается момент времени, когда дистальный край растущего дочернего щитка пересекает край кармашка материнского щитка (рис. 1). Процесс старения материнской особи приводит к тому, что наиболее поздно возникающие дочерние щитки (условимся называть их последышами) часто бывают уродливыми и имеют меньшие размеры и продолжительность жизни по сравнению со среднепопуляционными. 3. Имеет место процесс омоложения вегетативного потомства последышей, т. е. восстановление всех типичных свойств у щитков, продуцируемых последышами; этот процесс может занимать одно, а в случае особенно серьезных отклонений последышей от нормы — несколько вегетативных поколений.

Эти факты были в основном подтверждены (Касинов, Павлова, 1970; Claus, 1972), причем было показано, в частности, что преждевременное отделение дочерних щитков, искусственно произведенное на сравнительно поздних стадиях их развития, вызывает ускоренное появление дочерних щитков, вырастающих в дальнейшем из того же кармашка материнской особи (дочерние щитки у ряски малой появляются поочередно из двух кармашков, расположенных слева и справа от средней жилки материнского щитка).

Описанные эксперименты имеют уязвимые места. Опыты Ashby и других исследователей были проведены на растениях, находившихся в неоптимальных, нестерильных условиях культивирования, в связи с чем максимальное число дочерних щитков в этих опытах не превышало 5, тогда как в оптимальных условиях у этого вида оно почти достигает 20. В опытах В. Б. Касинова и Л. Е. Павловой (1970) длина некоторых дочерних щитков превышала длину предшествующих дочерних и даже длину исходных, родоначальных щитков; в опытах W. Claus (1972) длина первых дочерних тоже регулярно превышала длину исходных щитков. Это указывает на то, что в опытах не было достигнуто стационарное состояние условий внешней среды и самой исследуемой системы. В настоящей работе эти дефекты были исключены и была сделана попытка ответить на следующий вопрос: как влияет преждевременное отделение, или удаление, дочерних особей на продолжительность жизни материнской особи ряски.

Рис. 1. Момент появления дочернего щитка (x) у *Lemna minor* (вид сверху).

O — материнский щиток, $лк$ — край левого кармашка, $пк$ — край правого кармашка, $пкт$ — проксимальный клеточный тяж.



МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом служили особи клона *Lemna minor* L. 69 Б, которые выращивали асептически на стандартной среде (Касинов, 1973), не содержащей фитогормонов. Была поставлена задача добиться одинаковой в поколениях длины первых дочерних особей, которые предполагалось взять в опыт в качестве материнских (я имею в виду длину, которую в норме достигает щиток, закончивший рост). С этой целью производили пересевы растений, взятых из музейной культуры, на свежую среду через каждые 3 дня на протяжении пяти вегетативных поколений. Такие же пересевы и измерения длины первых дочерних щитков, продолжались (в контроле) и после начала опыта. Можно считать, что поставленная задача была, так сказать, «перевыполнена»: в момент начала опыта длина щитков как в опыте, так и в контроле оказалась наибольшей по сравнению со средней длиной для предшествующих (-2 , -1) и последующих ($+1$, $\dots$, $+6$) поколений.

Поколение (0 — начало опыта)	-2	-1	0	$+1$	$+2$	$+3$	$+4$	$+5$	$+6$
Длина первых щитков (мм)									
контроль	5.24	5.39	5.40	5.36	5.16	5.21	5.20	5.18	5.26
опыт	5.24	5.34	5.45	Не измеряли, так как в опыте нарушался нормальный рост щитков.					

Это означает, что к началу опыта растения находились в оптимальных условиях.

Эксперимент заключался в том, что по мере появления дочерних щитков их отрывали пинцетом от материнской особи как можно раньше, а именно когда они выдвигались из кармашка на расстояние 0.5—1.0 мм. На этой стадии их длина достигала примерно 50% той окончательной длины, которую они имели бы через 2—3 суток не будучи удалены. Цель опыта заключалась в наблюдении за состоянием и временем появления следующих дочерних щитков, а также за состоянием материнских особей.

В опыт были взяты 20 растений ряски; такое же число растений было в контроле. Если учесть, что каждая особь имеет по два кармашка, из которых вырастают дочерние особи (из одного кармашка — нечетные, из другого — четные), то всего под наблюдением находилось 40 последовательностей сестринских особей в опыте и столько же в контроле. Следует пояснить, что прекращение репродукции в одном каком-либо кармашке материнской особи не препятствует репродукции в противоположном кармашке.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В таблице приведены данные о числе дочерних щитков в зависимости от порядкового номера, об их длине и морфологическом состоянии. Начиная с 15-го, 16-го щитков в контроле и с 6-го, 7-го щитков в опыте, число появившихся дочерних щитков резко снижается. Это обусловлено тем, что при естественном, а особенно при искусственном (преждевременном, в опыте) отделении дочернего щитка x вместе с ним могут отделиться также зачаток следующего дочернего щитка той же четности $x+2$ и прилегающая к нему меристема (рис. 2). Такие самопроизвольно отделяющиеся зачатки имеют длину порядка 0.1 мм; самопроизвольная изоляция приводит к прекращению развития дочерних особей в соответствующем кармашке материнской особи, т. е. к обрыву цепи сестринских особей. Мас-

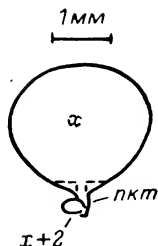


Рис. 2. Самопроизвольная изоляция зачатков у *Lemna minor* (вид сверху).

x — преждевременно удаленный щиток; $пкт$ — то же, что и на рис. 1; $x+2$ — самопроизвольно отделившийся зачаток следующего дочернего щитка той же четности.

совая самопроизвольная изоляция зачатков побудила прекратить преждевременное отделение щитков в опыте на стадии 5-х и 6-х дочерних щитков, иначе было бы невозможно достичь цели эксперимента и получить достаточное число последышей.

В контроле число 10-х и 12-х щитков равно 21, хотя исходное число особей равно 20. Это объясняется тем, что у одной из особей при формировании 10-го дочернего щитка произошла дупликация, причем дублицированные щитки оказались расположенными друг над другом. Обоим этим щиткам был присвоен одинаковый порядковый номер; один из них имел исходную, левую асимметрию, а другой оказался инвертантом, т. е. приобрел правую конфигурацию, которая передается всем его вегетативным потомкам. Такая же дупликация, сопряженная с инверсией одного из партнеров, наблюдалась у этой особи и в дальнейшем при формировании 12-х и 14-х дочерних.

В опыте и в контроле у последышей обнаружен целый спектр морфогенетических нарушений. В их числе деформация щитка, которая, как правило, выражается в его «воронковидности», т. е. в недоразвитии верхних стенок кармашков (см.: Касинов, Касинова, 1971); «переворачивание» щитка, т. е. обращение его верхне-нижней морфологической оси, в ре-

Число, длина и состояние дочерних щитков *Lemna minor* в норме (контроль) и при преждевременном удалении первенцев (опыт)

Опыт				Контроль			
порядковый номер дочернего щитка	число появившихся щитков данного номера	средняя длина щитка, мм	число (в скобках — процент) щитков с морфогенетическими нарушениями	порядковый номер дочернего щитка	число появившихся щитков данного номера	средняя длина щитка, мм	число (в скобках — процент) щитков с морфогенетическими нарушениями
0 (материнский)	20	5.45 ± 0.02	0	0 (материнский)	20	5.40 ± 0.01	0
1 *	20	—	0	1	20	5.27 ± 0.01	0
3 *	20	—	0	3	20	4.76 ± 0.03	0
5 *	20	—	0	5	20	4.78 ± 0.03	0
7	8	4.85 ± 0.28	0	7	20	4.78 ± 0.03	0
9	6	5.15 ± 0.10	0	9	20	4.81 ± 0.03	0
11	6	4.87 ± 0.11	3 (50)	11	20	4.64 ± 0.03	0
13	4	4.35 ± 0.19	3 (75)	13	18	4.22 ± 0.07	3 (17)
15	3	3.12 ± 0.70	3 (100)	15	11	3.50 ± 0.14	3 (27)
17	0	—	—	17	6	2.78 ± 0.30	4 (67)
2 *	20	—	0	19	1	4.25	0
4 *	20	—	0	21	0	—	—
6 **	14	4.67 ± 0.07	0	2	20	5.12 ± 0.02	0
8	10	4.96 ± 0.09	1 (10)	4	20	4.97 ± 0.02	0
10	9	4.88 ± 0.08	0	6	20	4.86 ± 0.03	0
12	8	4.72 ± 0.13	1 (13)	8	20	4.88 ± 0.04	1 (5)
14	8	4.35 ± 0.06	4 (50)	10	21	4.78 ± 0.04	1 (5)
16	4	3.24 ± 0.47	1 (25)	12	21	4.63 ± 0.05	1 (5)
18	1	3.65	0	14	20	4.08 ± 0.08	1 (5)
20	0	—	—	16	11	3.17 ± 0.31	6 (55)
				18	1	1.15	0
				20	0	—	—

* Все 20 щитков были удалены преждевременно по достижении приблизительно половины окончательной длины.

** 5 щитков были удалены преждевременно по достижении приблизительно половины окончательной длины.

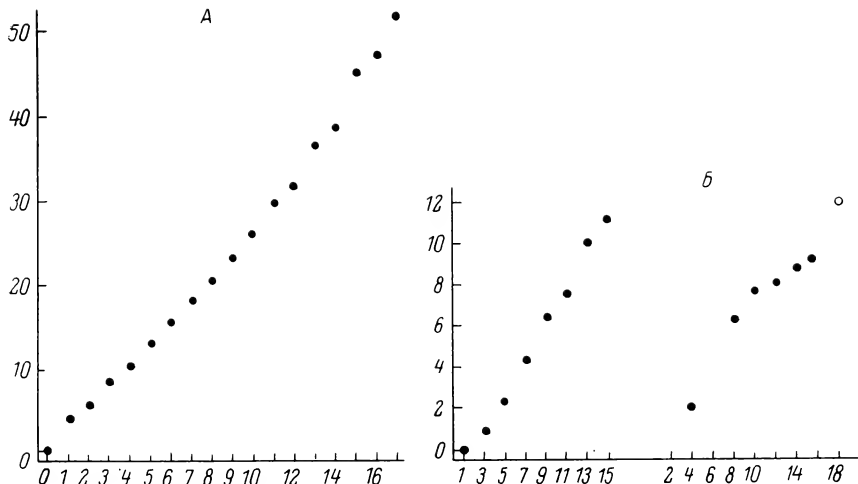


Рис. 3. Среднее время появления щитков у *Letna minor* в контроле (А) и среднее опережение появления щитков в опыте по сравнению с контролем (Б).

А: по оси абсцисс — номер дочернего щитка; О — материнский щиток; по оси ординат — время появления, в сутках.

Б: по осям абсцисс — номер дочернего щитка (слева — нечетные, справа — четные дочерние щитки); по осям ординат — опережение, в сутках: среднее время появления щитка в контроле минус среднее время появления щитка в опыте (светлый кружок — опережение, измеренное для единственного 18-го дочернего щитка).

зультате чего щиток оказывается расположенным устьичной стороной к агаровой пластинке, на которой он культивируется, и корнем вверх; прозрачность щитка, обусловленная недоразвитием газовых полостей в паренхиме; наконец, наследственная нестабильность конфигурации, которая выражается в обращении знака исходной асимметрии у некоторых вегетативных потомков наследственно нестабильного щитка. Наследственная нестабильность наблюдалась только в сочетании с тем или другим морфогенетическим нарушением. Все нарушения отмечены только у последней и отсутствовали у дочерних щитков малых порядковых номеров (первенцев). Уместно отметить, что у щитков-первенцев такие же нарушения могут быть вызваны ионизирующими излучениями.

Следующие результаты представляются наиболее важными.

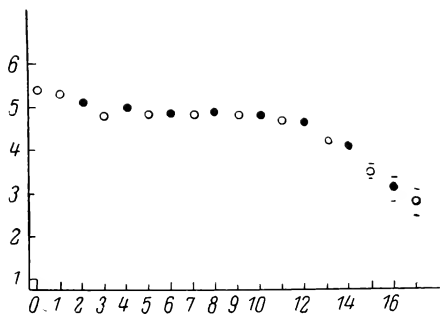
1. Максимальное число дочерних щитков, которое способна продуцировать особь ряски малой, оказалось в контроле и в опыте практически одинаковым. Не следует придавать большого значения тому, что в контроле возникло шесть 17-х дочерних и даже одна 19-я дочерняя, а в опыте не оказалось ни одной 17-й дочерней особи. Это, очевидно, обусловлено самопроизвольной изоляцией зачатков при преждевременном удалении в опыте предшествующих сестринских. Самопроизвольная изоляция значительно резче сократила контингент последней в опыте, чем в контроле. Что же касается четных дочерних, то как в контроле, так и в опыте оказалось по одной 18-й дочерней, а 20-х дочерних не наблюдалось.

2. В результате преждевременного удаления первенцев время появления последней резко сокращается; разрыв во времени между появлением одноименных щитков в опыте и в контроле наблюдается начиная с 3-го щитка, и он увеличивается даже после прекращения преждевременного удаления (рис. 3, А, Б). Можно отметить различие в темпе опережения на четной и нечетной сторонах материнской особи: опережение на нечетной стороне после прекращения преждевременного удаления выражено заметно сильнее, чем на четной стороне.

3. Не обнаруживается резких различий в длине последней между контролем и опытом (см. таблицу). В общем длины последней в опыте несколько выше, чем в контроле, но эти различия невелики и не всегда достоверны.

Рис. 4. Максимальная длина щитков у *Letna minor* в контроле.

По оси абсцисс — номер дочернего щитка; по оси ординат — длина, в мм. Светлые кружки — нечетные, темные кружки — четные дочерние щитки. Черточки указывают ошибку средней величины.



4. Как в контроле, так и в опыте у последней отмечаются резкое уменьшение размеров, возникновение деформаций и других морфогенетических нарушений.

Однако в отличие от данных Ashby и др. эти дегенеративные изменения не нарастают постепенно в течение жизни материнской особи, а проявляются внезапно у щитков, имеющих наибольший номер, т. е. у самых последних щитков, которые материнская особь оказалась в состоянии продуцировать. Предшествующие же сестринские щитки, как правило, имеют нормальное строение, а их размеры близки к среднепопуляционным.

5. Продолжительность жизни материнских особей в опыте оказалась существенно меньше, чем в контроле. В опыте почти все материнские особи пожелтели на $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{3}$ площади щитка уже через 20 дней после начала опыта; в контроле к этому времени признаки пожелтения не наблюдались. Разрыв во времени окончательного отмирания между опытом и контролем составил в среднем приблизительно 10 суток, что близко к разрыву во времени появления самых поздних последних в опыте и контроле. Таким образом, преждевременное удаление дочерних щитков вызывает ускоренное старение и резкое укорочение продолжительности жизни материнской особи яски малой.

Вместе с тем было отмечено, что 4 особи, которые в результате самопроизвольной изоляции на обеих сторонах полностью лишились меристем, старели существенно медленнее, чем остальные особи в опыте. Их полное отмирание наступило всего на 2—3 суток раньше, чем в контроле.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Критерии физиологического возраста

Е. Wangermann и Е. Ashby (1951) предложили измерять скорость старения щитка яски как скорость уменьшения максимальной площади или пропорциональной ей длины последовательно возникающих дочерних щитков. Это предложение имело определенный резон, так как в их опыте наблюдалось почти линейное уменьшение размеров дочернего щитка по мере увеличения его номера от 1-го до последнего, 5-го. Однако столь невысокая репродуктивная способность, по-видимому, означает, что растения в их опыте находились в неоптимальных условиях. В условиях нашего опыта особь яски оказалась способной продуцировать не 5, а 18 дочерних, причем длина их не уменьшалась монотонно по мере увеличения номера (рис. 4). Из рис. 4 видно также, что между нечетными и четными щитками наблюдаются небольшие, но систематические различия в размерах. Воспользовавшись критерием Wangermann и Ashby, мы пришли бы к довольно странному заключению, что в течение значительного срока своей жизни особь яски не стареет или даже периодически молодеет (при переходах от нечетных особей к четным, размер которых несколько больше).

Более удобным критерием физиологического возраста яски может служить общее число дочерних щитков, продуцированных к данному моменту времени (для которого определяется физиологический возраст), отнесенное к максимально возможному числу дочерних. Эффективность

этого критерия определяется тем, что, как оказалось, максимальное число дочерних щитков является постоянной величиной для данного генотипа и среды и не меняется в результате преждевременного отделения щитков. Индивидуальные вариации невелики: более 50% особей в контроле продуцировали не менее 15 и 16 щитков при максимальном числе 18. 19-й щиток продуцировала только одна материнская особь из 40, но у нее не было ни 16-го, ни 18-го щитков. Относительный характер критерия необходим для его наибольшей универсальности. Максимально возможное число дочерних щитков зависит от наследственных особенностей организмов и условий культивирования, поэтому экспериментальное определение этого числа в каждом конкретном случае является необходимым предварительным условием для пользования предложенным критерием физиологического возраста.

О причинах старения

Ускоренное старение материнских щитков ряски при преждевременном удалении щитков-первенцев есть новый факт, который хотелось бы поставить в связь с теориями старения. В настоящее время представляется обоснованной гипотеза о том, что фактором, вызывающим старение растения, служит какой-то химический сигнал (гормон или несколько гормонов в определенном соотношении), распространяющийся от некоторых частей растения (например, от генеративных органов), где его выработка есть нормальный завершающий этап развития и дифференцировки (Барнер, 1968). Начиная с работы Н. Molisch (1928), многочисленными опытами было показано, что продолжительность жизни растения можно резко увеличить, препятствуя переходу его к цветению или же удаляя зачатки цветков. Аналогично удаление верхушечной и пазушных почек замедляет старение семядолей фасоли и многих других видов растений. Однако у ряски, как оказалось, преждевременное удаление дочерних щитков, т. е. последующих фитомеров, вызывает не увеличение, а сокращение продолжительности жизни исходного фитомера — материнской особи. Означает ли это, что в норме у ряски в отличие от других растений из последующих фитомеров исходят химические сигналы, препятствующие старению предшествующих фитомеров? Следующий факт показывает, что на этот вопрос можно дать отрицательный ответ.

В опыте оказалось несколько щитков, которые полностью утратили способность к дальнейшей репродукции по причине самопроизвольной изоляции зачатков 7-х и 8-х дочерних и прилегающих к ним меристем. Старение (пожелтение) этих щитков происходило значительно медленнее, чем у остальных щитков в опыте. Таким образом, реакция щитка ряски на полное удаление точек роста оказалась качественно сходной с описанной выше реакцией семядолей на аналогичное воздействие. Отсюда видно, кроме того, что преждевременное удаление дочерних щитков само по себе не оказывает непосредственного влияния на старение материнской особи. Непосредственный результат преждевременного удаления — это устранение тормозящего влияния, какое оказывает каждый растущий щиток на рост последующего сестринского той же четности, и, следовательно, ускорение репродукции. Таким образом, ускорение старения в опыте, по-видимому, означает, что фактор, вызывающий старение, исходит из наиболее молодых зачатков или точек роста; чем чаще закладываются новые точки роста, тем быстрее при прочих равных условиях стареет материнский щиток.

Относительно химической природы этого фактора нет никаких данных. Можно лишь отметить, что он должен быть дальнodelствующим, т. е. способным к распространению, так как пожелтение материнского щитка начинается на дистальном конце, т. е. в области наиболее удаленной от зоны прикрепления дочерних щитков, которая желтеет в последнюю очередь. Тем самым он отличается от другого фактора, источником кото-

рого является область, непосредственно прилегающая к точке прикрепления дочернего щитка. Из этой области к дочернему щитку поступает нечто, обеспечивающее прибавку скорости роста (зависимый рост, см.: Касинов, 1968), которая обратно пропорциональна его длине, достигнутой к данному моменту времени.

О морфогенетических нарушениях

Одним из признаков старения является повышение частоты морфогенетических нарушений у последышей. Они наблюдались как в контроле, так и в опыте, начиная с 8-х дочерних у четных щитков, а у нечетных — с 11-х в опыте и с 13-х в контроле (см. таблицу). Данные о самопроизвольной изоляции зачатков с меристемами в таблицу не включены, хотя такую изоляцию тоже можно рассматривать как морфогенетическое нарушение. Однако ранняя самопроизвольная изоляция, очевидно, является непосредственным следствием примененного в опыте воздействия — преждевременного удаления щитка. Что касается других морфогенетических нарушений, то заметное увеличение их доли в опыте, по-видимому, есть следствие общего ускорения процесса старения. Достаточно показательно, что абберантные нечетные особи впервые появились среди 11-х дочерних, тогда как преждевременное удаление закончилось на 5-х дочерних.

Из всех отмеченных абберантных особей лишь одна резко деформированная оказалась неспособной к репродукции; остальные размножались, и их потомки становились нормальными. Единственным необратимым изменением было обращение знака асимметрии, или инверсия $L \rightarrow P$.

Как известно (Касинов, 1969), знак асимметрии у ряски не контролируется генотипом; ненаследственный характер остальных морфогенетических нарушений также позволяет утверждать, что их источником не могут быть мутации, происходящие в меристематических клетках. Выбор между двумя другими альтернативами — морфогенетические нарушения суть: 1) модификации, зависящие от изменения условий среды, или 2) флуктуации, не зависящие ни от условий среды, ни от генотипа — остается проблематичным. Разумеется, следует исключить тривиальное толкование «условий среды» как факторов, содержащихся в среде, на которой выращиваются растения; эта среда обновлялась через каждые 3 дня на протяжении всего опыта, и ее состав был постоянным. В данном контексте «условия среды» означают биогенные влияния, оказываемые стареющим щитком на точку роста. В связи с этим хотелось бы подчеркнуть, что морфогенетические нарушения оказались разнонаправленными. Это в большей степени указывает на их флуктуационную природу, чем на модификационную: если бы они вызывались некоторыми закономерными сдвигами в обмене веществ материнского щитка при старении, то следовало бы ожидать последовательную смену типов морфогенетических нарушений по мере старения материнской особи. Но этого не наблюдается; кроме того, очень часто разные типы морфогенетических нарушений сочетаются.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Преждевременное удаление нескольких первых дочерних щитков ряски малой при достижении ими длины, приблизительно равной $1/2$ максимальной, вызывает ускорение вегетативной репродукции и резкое сокращение продолжительности жизни материнской особи. Полное прекращение репродукции вследствие самопроизвольной изоляции зачатков и меристем существенно подавляет эффект ускорения старения.

2. Преждевременное удаление первых дочерних щитков не влияет на максимальное число дочерних, которое способна продуцировать особь ряски малой.

3. При культивировании ряски малой в оптимальных условиях не наблюдается монотонного уменьшения размеров дочерних щитков по мере

старения материнского. Резкое уменьшение размеров и различные морфогенетические нарушения проявляются только у позднейших дочерних.

4. Наиболее вероятно, что источником морфогенетических нарушений являются флуктуации развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Барнер Дж. (1968). Смерть. В кн.: Биохимия растений. М., Мир. — Касинов В. Б. (1968). Взаимодействие материнского и дочернего щитков в процессе роста колонии ряски *Lemna minor* L. Бот. ж., 53, 11. — Касинов В. Б. (1969). О наследовании левизны—правизны у рясковых и других организмов. Генетика, 5, 2. — Касинов В. Б. (1972). Понятие поколения и проблема изменчивости особей одного поколения у организмов, размножающихся почкованием. Онтогенез, 3, 4. — Касинов В. Б. (1973). Биологическая изомерия. Л., Наука. — Касинов В. Б., Касинова Г. В. (1971). Сохранение вызванных облучением деформаций в вегетативном потомстве ряски *Lemna gibba*. ДАН СССР, 199, 2. — Касинов В. Б., Павлова Л. Е. (1970). Взаимодействие сестринских щитков в колонии ряски малой в связи с явлением левизны-правизны. Бот. ж., 55, 12. — Ashby E., Wangermann E. (1949). Senescence and rejuvenation in *Lemna minor*. Nature (London), 164, 4161. — Ashby E., Wangermann E., Winter E. J. (1949). Studies in the morphogenesis of leaves. 3. Preliminary observation on vegetative growth in *Lemna minor*. New Phytol., 48, 3. — Claus W. D. (1972). Lifespan and budding potential of *Lemna* as a function of age of the parent — a genealogic study. New Phytol., 71, 40. — Molisch H. (1928). Der Lebensdauer der Pflanzen. Jena, Fischer. — Wangermann E., Ashby E. (1950). A discussion on morphogenesis. Morphogenesis in *Lemna minor*. Proc. Linn. Soc. London, 162, 1. — Wangermann E., Ashby E. (1951). Studies in the morphogenesis of leaves. New Phytol., 50, 2. — Wangermann E., Lacey H. J. (1953). Studies in the morphogenesis of leaves. 9. Experiments on *Lemna minor* with adenin, triiodobenzoic acid and ultra-violet radiation. New Phytol., 52, 3.

Ленинградский институт ядерной физики
им. Б. П. Константинова,
Ленинград.

Получено 14 VII 1980.

УДК 582.998 (47)

Г. Ю. Конечная

РОД *SENECIO* (*ASTERACEAE*) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР. II. СИСТЕМА РОДА

G. YU. KONECHNAYA. THE GENUS *SENECIO* (*ASTERACEAE*)
IN THE EUROPEAN PART OF THE USSR. II. THE SYSTEM OF THE GENUS

Приведена система рода *Senecio* для европейской части СССР. 25 видов этого рода отнесены к 5 секциям и 15 рядам (сериям). Описано 12 новых рядов. Дана типификация секций, подсекций и рядов.

В результате обработки материала по роду *Senecio* для «Флоры европейской части СССР» 25 видов этого рода, относящихся к секциям *Senecio*, *Jacobaea*, *Pseudo-oliganthi*, *Doria* и *Crociserides*, разделены нами на 16 рядов. Остальные секции, рассматриваемые Б. К. Шишкиным во «Флоре СССР» (1961) в составе этого рода, мы отнесли к роду *Tephrosieris* (Reichenb.) Reichenb. (Конечная, 1981).

Senecio L. 1753, Sp. Pl. : 866; idem, 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 373.

Lectotypus: *S. vulgaris* L.

Sect. I. *Senecio*.

Typus: *S. vulgaris* L.

Ser. *Vulgares* Schischk. 1961, Фл. СССР, 26 : 780; descr. ross.

Plantae glabrae vel sparse pubescentes; flores radii nulli; achenia pubescentia.

Typus: *S. vulgaris* L.

Растения голые или рассеянно опушенные; язычковые цветки отсутствуют; семянки опушенные.

- Т и п: *S. vulgaris* L.
В и д ы: 1. *S. vulgaris* L., 2. *S. dubius* Ledeb.
Ser. *Viscosi* Schischk. 1961, Фл. СССР, 26 : 779, descr. ross.
Plantae glandulosae; flores radii breviusculi; achenia glabra.
Т у р у с: *S. viscosus* L.
Растения железисто опушенные; язычковые цветки чуть длиннее обертки; семянки голые.
Т и п: *S. viscosus* L.
В и д: 3. *S. viscosus* L.
Ser. *Sylvatici* Schischk. 1961, Фл. СССР, 26 : 782, descr. ross.
Plantae glabriusculae; flores radii breviusculi; achenia pubescentia.
Т у р у с: *S. sylvaticus* L.
Растения почти голые; язычковые цветки чуть длиннее обертки; се-
мянки опушенные.
Т и п: *S. sylvaticus* L.
В и д: 4. *S. sylvaticus* L.
Ser. *Vernales* Schischk. 1961, Фл. СССР, 26 : 783, descr. ross.
Plantae arachnoideae; flores radii involucro sesqui—duplo longiores; achenia pubescentia.
Т у р у с: *S. vernalis* Waldst. et Kit.
Растения паутинисто опушенные; язычковые цветки в 1.5—2 раза длиннее обертки; семянки опушенные.
Т и п: *S. vernalis* Waldst. et Kit.
В и д: 5. *S. vernalis* Waldst. et Kit.
Ser. *Subdentati* Schischk. 1961, Фл. СССР, 26 : 786, descr. ross.
Plantae glabrae; flores radii involucro duplo longiores; achenia pubescentia.
Т у р у с: *S. subdentatus* Ledeb.
Растения голые; язычковые цветки вдвое длиннее обертки; семянки опушенные.
Т и п: *S. subdentatus* Ledeb.
В и д: 6. *S. noëanus* Rupr.
Sect. II. *Jacobaea* (Mill.) Dumort. 1827, Fl. Belg.: 65, p. p.
Л е к т о т у р у с: *S. jacobaea* L.
Subsect. *Jacobaea* Konechn. 1981, Бот. журн., 66, 6 : 841.
Т у р у с: *S. jacobaea* L.
Ser. *Jacobaea* Konechn. 1981, Бот. журн., 66, 6 : 841.
Т у р у с: *S. jacobaea* L.
В и д ы: 7. *S. jacobaea* L., 8. *S. divaricatus* Andrz. (*S. borysthenicus* (Andrz. ex DC.) Grun.), 9. *S. aquaticus* Hill, 10. *S. barbareaifolius* Krock.
Ser. *Subalpini* Konechn. ser. nov.
Plantae perennes; folia radicalia indivisa, basi cordata; achenia glabra.
Т у р у с: *S. subalpinus* Koch.
Растения многолетние; розеточные листья цельные, с сердцевидным основанием; семянки голые.
Т и п: *S. subalpinus* Koch.
В и д: 11. *S. subalpinus* Koch.
Ser. *Abrotanifolii* (Rouy) Konechn. comb. nov. — *Senecio* L. sect. *Jacobaea* (DC.) Godr. et Gren. subsect. *Abrotanifolii* Rouy, 1903, Fl. Fr. 8 : 338, p. p.
Lectotypus: *S. abrotanifolius* L.
В и д: 12. *S. carpathicus* Herbich.
Ser. *Cinerariae* Konechn. ser. nov.
Plantae perennes; rosula foliorum radicalium nulla; achenia glabra vel glabriuscula.
Т у р у с: *S. cineraria* DC.
Растения многолетние, без розетки прикорневых листьев; семянки голые или почти голые.
Т и п: *S. cineraria* DC.

В и д: 13. *S. cineraria* DC.
Ser. **Carniolic** (Schischk.) Konechn. comb. nov. — *Senecio* L. sect. *Carniolic* Schischk. 1961, Фл. СССР, 26 : 883, 748.

Т у р у с: *S. carniolicus* Willd.

В и д: 14. *S. carniolicus* Willd.

Subsect. *Erucifolii* Rouy, 1903, Fl. Fr. 8 : 333, p. p.

Л е с т о т у р у с: *S. erucifolius* L.

В и д ы: 15. *S. erucifolius* L., 16. *S. grandidentatus* Ledeb.

Sect. III. *Pseudo-oliganthi* Sof. 1957, Изв. АН АзербССР, 1 : 88.

Л е с т о т у р у с: *S. nemorensis* L.

Ser. *Nemorenses* Gagnidze, 1974, Бот.-геогр. анализ флороцен. комплекса субальп. высокогор. Кавказа : 16.

Т у р у с: *S. nemorensis* L.

В и д ы: 17. *S. nemorensis* L., 18. *S. jacquinianus* Reichenb., 19. *S. ovatus* Willd. (*S. fuchsii* C. C. Gmel.).

Ser. **Fluviatilis** Konechn. ser. nov.

Plantae longe rhizomatosae; folia oblongo-ovalia, serrata; achenia glabra.

Т у р у с: *S. fluviatilis* Wallr.

Растения с длинными корневищами; листья продолговато-овальные, пильчатые; семянки голые.

Т и п: *S. fluviatilis* Wallr.

В и д: 20. *S. fluviatilis* Wallr.

Sect. IV. *Doria* (Reichenb.) Godr. 1851, in Gren. et Godr. Fl. Fr. 2 : 117, p. p.

Л е с т о т у р у с: *S. doria* L.

Ser. **Doria** Konechn. ser. nov.

Folia radicalia oblongo-ovata; inflorescentia corymbosa; achenia glabra vel sparse pubescentia.

Т у р у с: *S. doria* L.

Розеточные листья продолговато-яйцевидные; соцветие щитковидное; семянки голые или с редким опушением.

Т и п: *S. doria* L.

В и д ы: 21. *S. schvetzovii* Korsh., 22. *S. umbrosus* Waldst. et Kit.

Ser. **Racemosi** Konechn. ser. nov.

Folia radicalia oblongo-ovalia; inflorescentia racemosa; achenia glabra vel pubescentia.

Т у р у с: *S. racemosus* (Bieb.) DC.

Листья продолговато-овальные; соцветие кистевидное; семянки голые или опушенные.

Т и п: *S. racemosus* (Bieb.) DC.

В и д: 23. *S. paucifolius* S. G. Gmel. (*S. kirghisicus* DC.).

Sect. V. *Crociserides* (DC.) Rouy, 1903, Fl. Fr. 8 : 325.

Л е с т о т у р у с: *S. scopolii* Hoppe et Hornsch. ex Bluff et Fingerh.

Ser. *Paludosi* Schischk. 1961, Фл. СССР, 26 : 735, descr. ross.

Plantae longe rhizomatosae; caulis dense foliosus; folia anguste lanceolata, serrata.

Т у р у с: *S. paludosus* L.

Растения с длинными корневищами; стебель густо облиственный; листья узколанцетовидные, с пильчатым краем.

Т и п: *S. paludosus* L.

В и д ы: 24. *S. paludosus* L., 25. *S. tataricus* Less.

ЛИТЕРАТУРА

К о н е ч н а я Г. Ю. (1981). Карполого-анатомические признаки видов рода *Senecio* s. l. (*Asteraceae*) в связи с их систематикой. Бот. ж., 66, 6. — Ш и ш к и н Б. К. (1961). Род Крестовник — *Senecio* L. В кн.: Флора СССР, 26. М.; Л., Изд. АН СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1981.

Н. И. Непомилуева

О СОХРАНЕНИИ ТАЕЖНЫХ ЛАНДШАФТОВ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

N. I. NEPOMILUYEVA. CONSERVATION OF BOREAL CONIFEROUS
FOREST LANDSCAPES IN THE NORTH-EAST OF THE EUROPE

Сохранение эталонов природы европейского Северо-Востока относится к числу наиболее важных задач. В настоящее время все охраняемые территории этого обширного региона сосредоточены на востоке Коми АССР в Печорском Приуралье. Предлагается сохранить в качестве эталона северной тайги часть ландшафтов Среднего Тимана в форме комплексного заказника «Белая Кедва». Типичные северотаежные ельники и восточноевропейская формация лиственничника, первичные березняки, естественные луга и скальные реликтовые флористические комплексы представляют контрастный спектр экосистем, хранящих филогенетическое разнообразие древних биот.

В последнее время появилась серия работ, в которых обсуждаются принципы выделения и сохранения эталонных природных экосистем. Особое внимание уделяется таежным экосистемам, так как именно они играют исключительно важную роль в биосфере Земли. По мнению многих исследователей (Колесников, Попов, 1973; Банников, Второв, 1976; Второв, 1977; Исаченко, 1978; Крауклис, Михайлов, 1979; Рысин, 1979; Дыренков, 1980; Рысин, Савельева, 1980), значительная часть тайги должна сохраняться в естественном состоянии. Конференция ООН в Стокгольме (1972 г.) по вопросам окружающей среды отнесла к числу наиболее важных задач сохранение эталонов природы в нетронutom виде.

Экологическое разнообразие среды обеспечивает регуляцию, сбалансированность и стабильность биосферы. Чем сложнее и разнообразнее набор экосистем, тем устойчивее биосфера перед лицом антропогенных воздействий. Это и определяет выдающуюся роль эталонов природы, охраняемых на специально отведенных территориях. Велика их водоохранная роль, они служат резерватами различных видов растений и животных, но основная ценность — в той потенциальной информации, которую можно получить при исследовании строения и функционирования охраняемых территорий, вызывающих особо повышенный экологический и географический интерес.

В принципе все категории охраняемых участков дикой природы (заповедники, национальные парки, памятники природы, заказники) должны служить в качестве эталонов тех или иных биосферных свойств. Оценка территории, предлагаемой для охраны, требует системного биогеографического подхода, целого набора критериев. При сравнительных анализах особенно ценно иметь дело не с отдельными сообществами и экосистемами, а с сопряженными спектрами, включающими как типичные (доминирующие по площади), так и крайние варианты. В последние годы в научном мире всех стран большую роль играют концепции, связанные с общим развитием экологических и биогеографических работ биосферного плана. Отсюда понятен повышенный интерес к охране эталонов.

Рассмотрим сложившуюся в настоящее время ситуацию с охраной природных ландшафтов в пределах европейского Северо-Востока (рис. 1). Больше всего охраняемых территорий сосредоточено на востоке района в Печоро-Уральской подпровинции Западносибирской провинции. Они распределяются по всему широтному профилю от южной лесотундры до средней тайги и представляют собой разные типы лесных ландшафтов на равнине, в предгорьях и в горах. В средней тайге — Печоро-Илычский заповедник, в северной — природный парк (проект), в крайнесеверной — горно-лесные и горно-тундровые заказники на Приполярном Урале, лесо-болотные и лесные на склонах кряжа Чернышева, в южной лесотундре — лесной участок на моренной равнине.

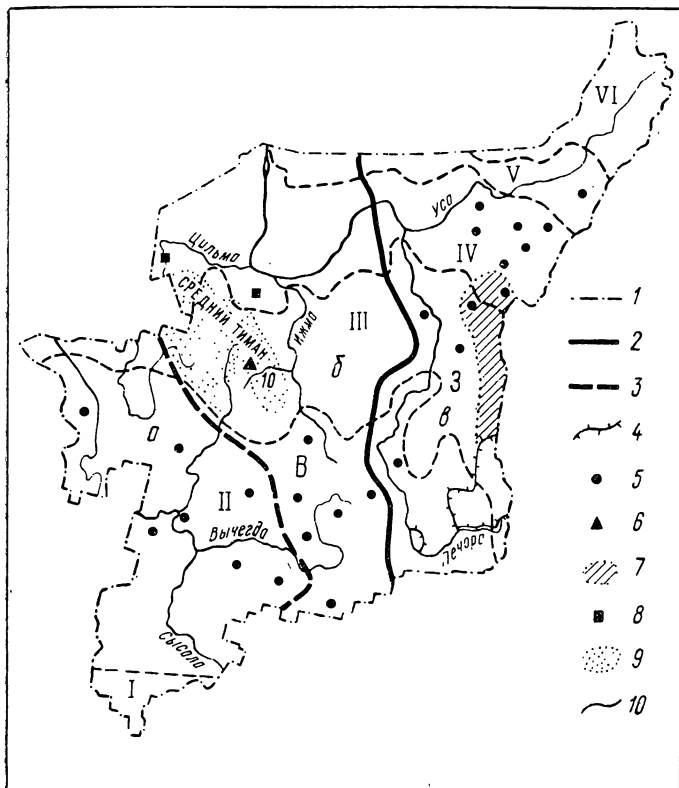


Рис. 1. Охраняемые и предложенные к охране таежные территории.

Провинции: *В* — Восточноевропейская, *З* — Западносибирская. Подпровинции: *а* — Вычегодско-Мезенская, *б* — Тимано-Печорская, *е* — Печоро-Уральская. Подзоны тайги (I—VI): I — южная, II — средняя, III — северная, IV — крайнесеверная, V — лесотундра, VI — зона тундры. Границы: 1 — Коми АССР, 2 — провинций, 3 — подпровинций. Охраняемые территории: 4 — Печоро-Ильчский заповедник, 5 — ботанические и лесные заказники. Предложены к охране: 6 — заказник «Белая Кедва», 7 — природный парк, 8 — заповедные урочища, 9 — Средний Тиман, 10 — р. Белая Кедва.

В обеих подпровинциях Восточноевропейской провинции в северной подзоне тайги нет ни одного охраняемого ландшафта. Существует лишь проект о выделении заповедных урочищ и ландшафтов на Среднем Тимане. В средней тайге Вычегодско-Мезенской и Тимано-Печорской подпровинций взяты под охрану лишь небольшие участки лесов с примесью кедра *Pinus sibirica* Du Tour: ¹ ельники на моренных равнинах, сосняки на задровых равнинах, производные березняки на месте еловых или сосновых лесов. Все они представляют собой островные, изолированные от основного ареала местонахождения кедра и выделены специально для охраны этой породы (Непомилуева, 1972). Примесь кедра в лесах Восточноевропейской провинции — явление не типичное, не зональное, а реликтовое. Среди лесов с кедром есть исключительно ценный массив разновозрастных ельников, который вошел в проект всесоюзной сети эталонов коренных таежных лесов (Колесников, Попов, 1973). В южной тайге Вычегодско-Мезенской подпровинции также нет ни одного охраняемого участка растительности. Южнотаежные леса — самые продуктивные, наиболее сложные по строению и флористическому составу лесные фитоценозы. Здесь спорадически распространен дубравный комплекс трав и кустарников, встречается примесь широколиственной породы липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill. Леса южной тайги давно освоены человеком и сильно вырублены.

¹ Латинские названия растений приводятся по «Флоре Северо-Востока европейской части СССР» (1974—1977), 1—4.

Таким образом, перед ботаниками, работающими на европейском Северо-Востоке, стоит большая и сложная проблема изучения в естественном состоянии тундровых и лесных эталонов, типичных зональных и редких оригинальных биогеоценозов во всех подзонах и подпровинциях Восточноевропейской провинции. Необходимо продолжать эту работу и в Печоро-Уральской подпровинции, особенно на Приполярном и Полярном Урале, а также в зоне тундры.

Несколько подробнее остановимся на результатах работы, выполненной в Коми филиале АН СССР (КФАН), по геоботаническому и флористическому изучению бассейна р. Белой Кедвы на Среднем Тимане. В работе участвовали геоботаники, флористы, географы, бриолог. Консультантами по геологическому строению Тимана были геологи Института геологии КФАН и УТГРЭ (Ухтинская территориальная геолого-разведочная экспедиция). Для изучения почвенного покрова использованы почвенная карта Тиманского почвенного округа 1 : 300 000, почвенные разрезы и результаты анализов почвенных образцов. Район работ — северная тайга, бассейн верхнего течения р. Белой Кедвы, Средний Тиман (рис. 1), территория намечаемого комплексного заказника «Белая Кедва». По геоботаническому районированию (Юдин, 1954) она относится к Тимано-Печорской подпровинции Восточноевропейской геоботанической провинции. Площадь заказника 43 тыс. га.

Средний Тиман тянется с юго-востока на северо-запад на расстоянии 160 км от верховьев р. Белой Кедвы до широтного колена р. Цильмы (рис. 1). Тиманский кряж — протерозойская геосинклиналь, возникшая на границе раздела областей с разновозрастным докембрийским складчатым фундаментом Европейской платформы. Неровности древнего рельефа перекрыты ледниковыми отложениями, создающими однообразную равнинную или увалистую поверхность. Самая высокая, расчлененная часть Тимана — Четласский Камень (463 м). Р. Белая Кедва прорезает известняки Каменноугольной гряды и образует живописную долину. Своеобразие ландшафту придают карстовые формы рельефа и многочисленные выходы скал. Особенно много скальных обнажений на отрезке долины между 75 и 114 км от устья р. Белой Кедвы. Выходы известняков карбона — основные местообитания реликтовой флоры.

Для выбора территории в целях сохранения ее в естественном состоянии мы руководствовались следующими принципами. До сих пор бассейн верхнего течения р. Белой Кедвы оставался почти не исследованным (опубликована единственная флористическая заметка М. Э. Кирпичникова, 1947), не подвергался промышленному освоению, в лесах не проводилось наземное лесоустройство. Однако угроза утраты этой территории существует — в среднем течении Белой Кедвы ведутся заготовки сосны, на Среднем Тимане выявлены значительные запасы бокситов.

Немного о репрезентативности и уникальности экосистем данного района.

Бассейн р. Белой Кедвы — это часть типичных ландшафтов Среднего Тимана с ландшафтообразующей породой лиственницей сибирской. В целом для европейского Северо-Востока и для Коми АССР это район с уникальными ландшафтами. Уникальность объясняется:

а) древностью территории. В плейстоцене почти весь Тиман в период вюрмского (московского) оледенения оставался свободным от льдов (Лавров, 1977);

б) пограничным положением Тиманского кряжа. По фитогеографическому районированию (Варюхина и др., 1973) северо-востока европейской части Тиман в позднем палеозое и в раннем мезозое представлял рубеж между Европейской и Ангарской палеофлористическими областями. Западно-Притиманский фитогеографический район резко отличался от всех других Печорских районов.

Бассейн Белой Кедвы характеризуется большим разнообразием экологических условий, что обеспечивает существование разнообразных фи-

тоценозов: в приречных частях водоразделов господствуют типичные северотаежные ельники зеленомошники, в долинах — высокотравные и папоротниковые ельники, по склонам Тиманских гряд широко распространены лиственнично-еловые, елово-лиственничные, реже лиственничные леса. В среднем течении р. Белой Кедвы на флювиогляциальных песках появляются сосновые и вторичные березовые леса, представляющие собой разные стадии восстановительной динамики. В долине Белой Кедвы и по ее притокам существуют первичные березовые леса крупнотравные, осоково-разнотравные, можжевельново-луговиково-моховые. У подножья коренных берегов на надпойменных террасах широко распространены сообщества кустарников с господством *Betula humilis* Schrank, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Lonicera pallasi* Ledeb., *Rosa acicularis* Lindl., *Spiraea media* Franz Schmidt, *Atragene sibirica* L. Среди кустарников встречаются заросли *Paeonia anomala* L. Поймы заняты первичными лугами, в ложбинах стока и по склонам гряд развиваются тундроподобные группировки с господством ерника *Betula nana* L. На выходах известняков — реликтовые флористические комплексы, очень сложные по этапам формирования и по генетическим связям. На Тимане интересными по флористическому составу оказались болота, занимающие притеррасные понижения, богатые известняковым туфом, что связано с выходом в береговых уступах карбонатных коренных пород. Итак, контрастный спектр экосистем, их филогенетическое своеобразие, распространение в районе древних биот — важнейшие критерии для выбора территории и сохранения ее в качестве заповедного ландшафта в условиях прогрессирующей антропогенной нагрузки.

Основной фон в растительном покрове создают еловые леса. Общий запас древесины 4.1 млн. м³, в том числе 2.1 — ели, 1.0 — лиственницы, 0.8 — березы и 0.2 — сосны. На территории заказника они представлены полосой водораздельных приречных ельников с примесью лиственницы (1—2 единицы в составе). Почвы глееподзолистые пылевато-суглинистые, типичные для приречных повышений и увалов с абсолютными высотами 200 м (Забоева, 1975). На плоских междуречьях господствуют двучленные отложения. Верхний горизонт песчаный или супесчаный мелкозернистый, нижний — легкий или средний, реже тяжелый суглинок, иногда остаточнo-карбонатный. В органогенных горизонтах содержание фосфора и калия высокое, но они находятся в основном в форме, недоступной растениям, в нижних минеральных горизонтах содержание их резко снижается. В целом для почв характерны высокая кислотность, малая гумусность, бедность основными элементами питания. В придолинных частях водоразделов господствуют ельники чернично-зеленомошные; сомкнутость крон 0.6—0.7, высота ели — 16 (20), лиственницы — 20 (25) м. От долинных лесов они отличаются более низким древостоем, отсутствием развитого яруса кустарников, бедным видовым составом травяно-кустарничкового покрова, еловым возобновлением. Подрост ели угнетен, возраст господствующих поколений 40—80 (20—120) лет. Еловые древостои разновозрастные, возраст ели колеблется от 20 до 320 лет. Разновозрастность — основной показатель первичных, не нарушенных антропогенным влиянием лесных ценозов. Характерно также наличие большого количества валежника, среди которого много старых, обросших мхами стволов лиственницы и березы с полуразложившейся древесиной и вывернутых ветром елей и берез с диаметрами стволов 8—10 см. На пробных площадях (0.25 га) в среднем встречается 65—70 стволов валежа. По А. А. Крауклису (Крауклис, Михайлов, 1979), эти леса находятся в стадии стагнации, т. е. чрезмерного накопления отмирающей органики.

Лиственничники в заказнике занимают 12 тыс. га, или 30% лесопокрываемой площади. В. Б. Сочава (1956) выделяет леса из лиственницы сибирской в самостоятельную формацию восточноевропейского лиственничника с отчетливыми структурными и экологическими особенностями. В распространении лиственничных лесов на Тимане существует четкая

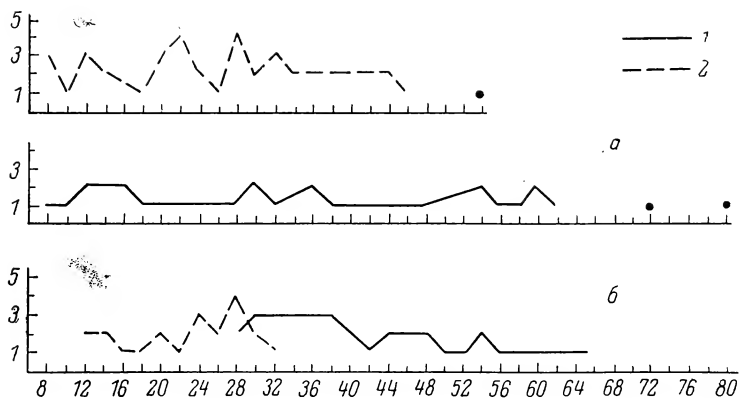


Рис. 2. Распределение стволов по ступеням толщины в ассоциациях *Piceeto-Laricetum myrtilloso-lerchenfeldioso-hylocomiosum* (а) и *Piceeto-Laricetum fruticoso-herbosum* (б).

По осям абсцисс — ступени толщины, см; по осям ординат — число стволов. 1 — лиственница, 2 — ель.

закономерность. Они покрывают вершины и склоны гряд, склоны речных долин с маломощным покровом морены, с близким залеганием карбонатных пород. Во многих местах плащ морены прорван выходами коренных пород, на элювии которых формируются дерново-карбонатные щебенчатые почвы. Лиственница как эдификатор и доминант образует лесные сообщества лишь в определенных, не обычных для северной тайги почвенно-ореграфических и гидротермических условиях, на периферии экологического ареала ели. Лиственничники — квазикоренные ценозы, существование которых обеспечивается спецификой карстового рельефа и эдафических условий. В верховьях Белой Кедвы они тяготеют к дренированным, хорошо прогреваемым склонам. Дренирующее влияние рек сказывается в приречных полосах водоразделов шириной до 3, а в верховьях — до 0.5 км. В оптимальных условиях лиственница на Тимане достигает значительной высоты — 35—39 м, имеет большой диаметр ствола (0.8—1.6 м) и высокий возраст — от 300—400 до 600 лет. Разновозрастные древостой состоят из нескольких поколений, разница между которыми колеблется от 50—70 до 100 лет. Важная особенность в строении сложных разновозрастных лесов заключается в большой растянутости ряда распределения деревьев по диаметру, что не свойственно простым разновозрастным древостоям (рис. 2). Лиственничники Тимана сложные по составу (5—4Л, 4—3Е, 1—2Б), неоднородные по вертикальному и горизонтальному строению, высокополнотные (0.9—1.8). Они формируются под влиянием сильного экзогенного фактора — под воздействием низовых пожаров, уничтожающих подрост ели и лиственницы.

Почти все деревья имеют следы неоднократных пожаров, большинство деревьев суховершинят, на многих стволах заметны огневые раны. Новые поколения лиственницы появляются под пологом через 50—100 лет, т. е. процесс восстановления сильно растянут во времени. Последние пожары в бассейне Белой Кедвы прошли в 1940—1942 гг., охватив площадь в 150 тыс. га. Гари восстановились березой I—II классов возраста с примесью ели, сосны, осины. В среднем течении р. Белой Кедвы и в верховьях р. Пижмы, по р. Светлой на гаях происходит массовое возобновление лиственницы, формируются лиственничные молодняки с хорошей жизнеспособностью.

Лиственничники представлены зеленомошными и травянистыми группами ассоциаций. Первые занимают террасы рек, склоны коренных берегов и гряд Тимана, приречные водораздельные пространства. Очень своеобразна и типична для Тимана ассоциация *Laricetum lerchenfeldioso-hylocomiosum*. Злак *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur — индикатор низко-

горных условий местообитания, кондоминант в черничниках и доминант в лесах, пройденных пожаром, где моховой покров еще не восстановился. Местами ассоциация тянется вдоль реки сплошной полосой на несколько километров. Ассоциация коренная, но многие участки нарушены низовыми пожарами. Почвы слабоподзоленные легкосуглинистые, суглинисто-супесчаные, подстилаемые на глубине 1—2 м известняками. На участках, не тронутых пожарами, моховой покров сплошной, состоит из зеленых мхов *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.

Лиственничники травянистые развиваются на склонах коренных берегов в долинах рек, на бровках материковых увалов. Почвы неясно-подзолистые сильногумусированные суглинистые формируются на коренных породах, мощность их от 0.3 до 1.0 м. Существенная особенность лиственничников — небольшая сомкнутость крон, что создает хорошую освещенность под пологом даже при большом числе стволов на 1 га. Благодаря этому формируются сложные многоярусные фитоценозы с богатым флористическим составом. Травы и кустарнички относятся к различным эколого-ценотическим группам (таежным, боровым, болотным, луговым, скальным), число видов велико, но сравнительно немногие из них доминируют. В среднем на пробной площади встречаются 50—60 видов, среди них есть растения, не свойственные северной тайге: гипоарктические (*Cotoneaster uniflorus* Bunge), бореально-неморальные (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Paris quadrifolia* L., *Daphne mezereum* L.), лесостепные (*Anemone sylvestris* L.). На крутых склонах, сложенных известняками карбонового возраста, встречаются фрагменты реликтовых скальных лиственничников. Впервые эти леса, более широко распространенные на Южном Тимане, обстоятельно изучил Н. В. Дылис (1938). В редкостойных лиственничниках в большом обилии растут *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Schult. (европейский вид) и *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., изредка встречается *Cypripedium calceolus* L. В зеленомошных лиственнично-еловых лесах распространена *Goodyera repens* (L.) R. Br.

В результате тщательного изучения флоры (Лашенкова, Улле, 1978) в бассейне р. Белой Кедвы собрано более 300 видов растений. Систематический анализ показал, что флора бореальная, но многие виды реликтовых местообитаний придают ей арктические черты. В составе фитоценозов значительную роль играют ивовые, гвоздичные, норичниковые. Обилие орхидных, возможно, связано с сильной карбонатностью почв. Характерно, что во флоре нет сорняков и заносных видов, что еще раз свидетельствует о почти полном отсутствии антропогенных воздействий. Особый интерес представляет оригинальная флора известняков. На скалах обитают арктические и арктоальпийские виды (*Salix reticulata* L., *Dryas octopetala* L., *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.), степные и лесостепные (*Veronica spicata* L., *Dracocephalum ruyschiana* L.), среди них встречаются исключительно редкие. Так, *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. собран только в долине Белой Кедвы, это единственное местонахождение на европейском Северо-Востоке. Найдены и другие редкие растения (*Chrysosplenium tetrandrum* (Lund) Th. Fries, *Gentianopsis doluchanovii* (Grossh.) Tzvel., *Corydalis capnoides* (L.) Pers.), обладающие ограниченными ареалами (Лашенкова и др., 1979). В составе лесных, луговых и скальных сообществ много сибирских видов (*Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Juniperus sibirica*, *Paeonia anomala*, *Crepis sibirica* L., *Aconitum excelsum* Reichenb., *Actaea erythrocarpa* Fisch.). Геологическое прошлое и современная экологическая специфика Тимана отражаются и в составе бриофлоры. Впервые для территории Коми АССР на Среднем Тимане собрано 59 видов листостебельных мхов, часть из них найдена только в бассейне р. Белой Кедвы (Железнова, 1978). Среди мхов встречаются редкие кальцефилы из родов *Selegeria* B. S. G., *Catosciopium* Brid., неморальные реликтовые виды, монтанные виды, основные ареалы которых находятся в горных областях. В целом на долю мхов, связанных с горными условиями место-

обитаний, приходится более 30% всего видового состава. Но основу мохового покрова образуют все же лесные мхи родов *Pleurozium* Mitt., *Ptilium* De Not., *Dicranum* Hedw., *Hylocomium* B. S. G., типичные для всей таежной зоны.

Древняя геологическая история Тимана, сложные пути формирования растительного покрова, специфика современных экотопов и почти полная сохранность северотаежных ландшафтов в естественном состоянии придают большую научную ценность территории заказника «Белая Кедва». Нужно учесть и то, что Средний Тиман расположен в самом центре развивающегося экономического района на европейском Северо-Востоке и что геосистемы северной тайги достаточно неустойчивы к антропогенным нагрузкам и восстанавливаются с трудом. Это еще более усиливает необходимость сохранения ландшафтов — эталонов северотаежных экосистем.

Кроме заказника «Белая Кедва», на Среднем Тимане предлагается сохранить заповедные урочища: в верховьях р. Цильмы участок поймы с зарослями *Paeonia anomala* и в среднем течении р. Пижмы — участок каньона с *Paraver lapponicum* ssp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm., растущим на скалах.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г., Второв П. П. (1976). Значение заповедных и необразованных территорий в зоогеографических исследованиях. В кн.: Теоретические и прикладные аспекты охраны природы и природоведения. Сб. научных трудов, 84. М. — Варюхина Л. М., Колода Н. А., Молин В. А., Чалышев В. И. (1973). Фитогеографическое районирование Северо-Востока европейской части СССР в позднем палеозое. В кн.: Основные вопросы палинологии перми и триаса СССР. Тез. к семинару 22—26 октября 1973 г., Сыктывкар. — Второв П. П. (1977). Заповедники как эталоны природных экосистем. В кн.: Научные основы охраны природы. Сб. научных трудов, 5. М. — Дылис Н. В. (1938). Типы лиственничных лесов Южного Тимана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, 4. — Дыренков С. А. (1980). Выделение лесных резерватов в системе лесного хозяйства. Бот. ж., 65, 1. — Железнова Г. В. (1978). Новые виды листостебельных мхов для Коми АССР. Тр. КФАН СССР, 39. — Забоева И. В. (1975). Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, Коми кн. изд. — Исаченко А. Г. (1978). Опыт ландшафтных исследований в целях оптимизации таежных ландшафтов европейской части СССР. В кн.: Тайга в глобальной экосистеме Земли. Иркутск. Материалы VIII расширенного заседания Научного совета СО АН СССР по комплексному освоению таежных территорий 24—25 мая 1977 г. Иркутск. — Кирпичников М. Э. (1947). Заметка о флоре известняков по р. Белой Кедве. Бот. ж., 32, 5. — Колесников Б. П., Попов Л. В. (1973). Эталонные участки природы тайги. Материалы IV расширенного заседания Научного совета СО АН СССР по комплексному освоению таежных территорий. Иркутск. — Крауклис А. А., Михайлов Ю. П. (1979). Растительность тайги и охрана среды. Бот. ж., 64, 11. — Лавров А. С. (1977). Структура и динамика последнего ледникового покрова Европы. М., Наука. — Лащенкова А. Н., Непомилуева Н. И., Улле З. Г. (1978). Сохранение заповедных ландшафтов на Среднем Тимане. Тез. докл. VI Делегатского съезда ВБО. Кишинев, 12—17 сентября. — Лащенкова А. Н., Плиева Т. В., Улле З. Г. (1979). О некоторых редких и интересных видах растений из бассейна реки Белой Кедвы (Ухтинский район Коми АССР). Биологические проблемы Севера. VIII симп. (тез. докл.). Апатиты, Кольский филиал АН СССР. — Лащенкова А. Н., Улле З. Г. (1978). К изучению флоры и растительности Среднего Тимана и их охране. Тр. КФАН СССР, 39. — Непомилуева Н. И. (1972). Кедровые заказники в Коми АССР. Изв. КФАН ГО СССР, 4. — Рысин Л. П. (1979). Лесные резерваты. Лесоведение, 1. — Рысин Л. П., Савельева Л. И. (1980). Эталонные леса, их значение и критерии выбора. Бот. ж., 65, 1. — Сочава В. Б. (1956). Лиственничные леса. В кн.: Растительный покров СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Флора Северо-Востока европейской части СССР. (1974—1977). 1—4. Л., Наука. — Юдин Ю. П. (1954). Геоботаническое районирование Коми АССР. В кн.: Производительные силы Коми АССР, 3, 1. Изд. АН СССР.

Институт биологии
Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 20 VI 1980.

Т. Г. Тамберг

ЮЖНОАФРИКАНСКИЙ ВИД *GLADIOLUS CARNEUS* (*IRIDACEAE*) В УСЛОВИЯХ ЛЕНИНГРАДА

T. G. TAMBERG. SOUTH-AFRICAN SPECIES *GLADIOLUS CARNEUS*
(*IRIDACEAE*) IN LENINGRAD

Южноафриканский центр видового разнообразия рода *Gladiolus* L. является еще слабо использованным источником интродукции видов этого весьма обширного рода, в котором насчитывается более 250 видов. Углубление селекционной работы с целью создания более устойчивых и имеющих другие ценные признаки форм ставит перед интродукторами задачу привлечения и изучения в культуре дикорастущих видов.

Однако большинство авторов, проводивших такую работу, отмечают чрезвычайную неподатливость южноафриканских видов рода *Gladiolus* (Buch, 1958, 1962, 1972; Barnard, 1969; Du Plessis, 1974; Adamovič, 1978; Delpierre, 1979 и др.). Гладиолусы трудно вырастить до цветущего состояния, что, очевидно, связано с несовпадением их ритма развития, сложившегося в южном полушарии, с климатическими условиями стран северного полушария. Многие виды имеют узкий ареал, являются эндемиками.

В 1974 г. во Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) поступили семена *Gladiolus carneus* Delaroché¹ из ЮАР. Они были высеяны в октябре того же года в теплице, всходы появились в декабре. В последующие годы образующиеся мелкие клубнелуковички также высаживали в теплице, постепенно смещая сроки посадки на зимние, а затем — и на весенние (март) месяцы. Первое цветение было отмечено 28 VII 1977, т. е. через 3 года после посева.

G. carneus широко распространен на Капском п-ове в Южной Африке в районах зимних дождей (Lewis et al., 1972). Встречается в массе на песчаных и болотистых участках, на горных склонах, поднимаясь до 1200 м над ур. м. Это очень изменчивый вид, поэтому отдельные формы его нередко описывались как самостоятельные виды. Существует до 20 синонимов этого вида, из них наиболее известны *G. albidus* Jacq., *G. blandus* Ait., *G. cordatus* Thunb., *G. trimaculatus* Lam.

Растения *G. carneus* сильно варьируют в размере — от 20 до 100 см выс. Экземпляры, выращенные в коллекции ВИР (Павловская опытная станция), достигали 45 см выс. Стебель тонкий (0.3 см в диам.), ровный на всем протяжении, довольно слабый. Листьев 5, они жесткие, злаковидные, свернуты у основания в трубочку; базальный лист 18—20 см дл., узкий, с одной резко выступающей центральной жилкой. Соцветие редкое, 3—8-цветковое (у опытного образца в соцветии было 5—6 цветков). Прицветники ланцетные, 4—4.5 см дл., зеленые или слегка коричневоокрашенные, короче трубки околоцветника. Цветки довольно крупные, 6—7 см дл. и 5.5 см в поперечнике, широковоронковидные, с овально-заостренными долями. Верхняя доля слегка наклонена вперед, боковые широко отклонены (рис. 1). Трубка околоцветника длинная (2.7—3 см), узкая, почти прямая, кверху воронковидно расширяющаяся (рис. 2). В природе окраска цветка варьирует от белой до розовой и сиренево-розовой. У растений, которые мы наблюдали, цветки светло-сиренево-розовые, снаружи более интенсивно окрашенные. На двух нижних долях внутреннего круга околоцветника — копьевидные, ярко-вишневые, четко отграниченные пятна, а на нижней доле наружного круга околоцветника пятно ложковидное, белое, с вишневой окантовкой. Тычинки короче пестика, пыльники пурпурно-фиолетовые. Пестик светло-сиреневый, рыльца белые.

¹ Латинские названия даны по монографии G. Lewis et al. (1972).



Рис. 1. Соцветие *Gladiolus carneus*. Фот. автора, 28 VII 1978.

Коробочка эллипсоидной формы, 1.5—2 см дл., семена светло-коричневые, продолговатые, с широкой летучкой. Цветет на родине с сентября по январь, в наших условиях — с конца июля.

Следует отметить, что форма цветка и форма пятен на нижних долях околоцветника у выращенных нами растений точно соответствуют самому первому изображению этого вида, приведенному в работе Breynius «Icones Rariorum» (1739, 2, tab. 7), а также рисунку, сделанному монографом южноафриканских гладиолусов G. Lewis (Lewis et al., 1972). Это убеждает в правильности видового названия изучаемых растений.

G. carneus в понимании Lewis (Lewis et al., 1972) представляет собой сложный комплекс форм и рас, еще недостаточно изученных. Он все еще находится в стадии становления, входящие в него расы легко опыляются с другими видами (*G. floribundus* Jacq., *G. angustus* L., *G. undulatus* L.), так что часто встречаются промежуточные формы. В частности, характерные пятна на долях околоцветника могут отсутствовать. Отдельные экотипы довольно четко различаются и могут быть возведены в ранг подвидов. Типичные формы вида, повсеместно встречающиеся на Капском п-ове и имеющие местное название Painted Lady, имеют широкие листья, многоцветковое соцветие, широковоронковидные, более или менее правильные и довольно крупные (до 8 см дл.) цветки. В пониженных местах, вблизи рек встречаются более мелкие формы, у которых цветки имеют на долях ясно выраженные ложечковидные пятна, а верхняя доля наклонена вперед. Возможно, семена этой формы попали в нашу коллекцию.

С болотистых мест Столовой горы был описан как самостоятельный вид *G. parpei* Baker с меньшим числом цветков в соцветии и более мелкими листьями. Однако и этот вид, как и *G. tenuis* Baker, оказались лишь формами *G. carneus*. Бледно-розовая форма этого вида под названием *G. blandus* одной из первых была завезена в Европу в конце XVIII в. и неоднократно использовалась в селекции. Так, в 1819 г. в Англии W. Herbert (1822) получил гибриды *G. blandus* с *G. cardinalis* Ait. и *G. angustus*. В 1838 г. от скрещивания *G. oppositiflorus* Herb. × *G. carneus* был получен гибрид *G. × ramosus* hort., который в свою очередь стал родителем группы са-

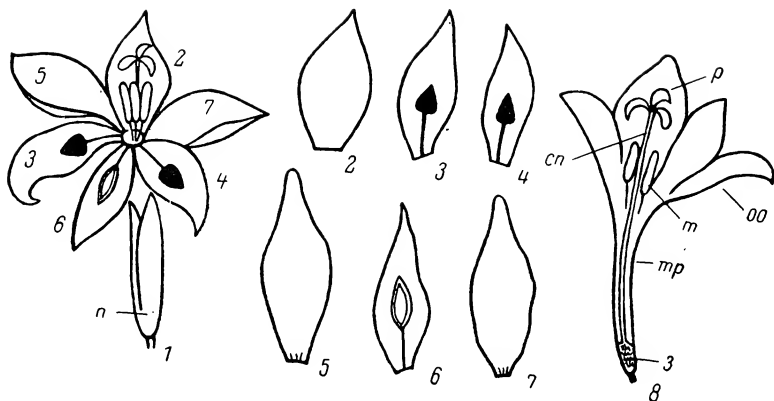


Рис. 2. Цветок *Gladiolus carneus*.

1 — общий вид; 2—4 — доли внутреннего круга околоцветника; 5—7 — доли наружного круга; 8 — продольный разрез цветка. *n* — прицветники, *oo* — отгибы околоцветника, *tr* — трубка, *cn* — столбик пестика, *p* — рыльце, *m* — тычинки, *z* — завязь.

дового гладиолуса Harold—Gladioli; сорта этой группы до настоящего времени используются для зимней культуры под стеклом (Van Tubergen, 1969—1970). Были попытки вовлечения этого вида в селекцию и в более поздние годы (Buch, 1972).

Все эти факты свидетельствуют о перспективности изучаемого вида в качестве объекта интродукции и селекции, хотя на этом пути имеется немало препятствий. Так, оказалось, что *G. carneus* не образует деток, что затрудняет его размножение. Не увенчались успехом пока что попытки скрещивания его с культурным гладиолусом и с евро-азиатским видом *G. imbricatus* Koch. Препятствуют этому как биологическая отдаленность, так и различие в числе хромосом.

Из вышеизложенного можно сделать следующее заключение. При изучении дикорастущего южноафриканского вида *G. carneus* в условиях культуры было выяснено, что этот вид обладает достаточно хорошей декоративностью, при выращивании из семян зацветает на 3-й год. Путем постепенного смещения сроков посадки с осенних месяцев на зимние, а затем — на ранневесенние (март) удастся получить цветение в июле—августе, т. е. почти одновременно с наиболее ранними сортами садового гладиолуса. Таким образом, этот вид довольно легко поддается акклиматизации, через несколько лет приспособляясь к ритму развития растений северного полушария. Оригинальная форма и окраска цветка, раннее цветение делают желательными введение его в культуру и использование в селекции.

ЛИТЕРАТУРА

- Adamovič I. (1978). Species hybrids of *Gladiolus*. NAGC Bul., 134. — Barnard T. T. (1969). Growing santed Gladioli in England. J. Bot. Soc. South Afr., 55. — Breynius (1739). Icones Rariorum, 2. — Buch Ph. O. (1958). Unusual, *Gladiolus* species. Nat. Hort. Mag., 37, 4. — Buch Ph. O. (1962). Taming the wild *Gladiolus*. NAGC Bul., 71. — Buch Ph. O. (1972). Wild *Gladiolus* are intriguing. NAGC Bul., 110, 111. — Delpierre G. R. (1979). Notes on South African *Gladiolus* species. NAGC Bul., 140. — Du Plessis N. (1974). The Cape Gladioli. NAGC Bul., 118. — Herbert W. (1822). On the culture of African Gladioli and other Cape bulbs in open borders. Trans. Hort. Soc., London, 4. — Lewis G. J., Obermeyer A. A., Barnard T. T. (1972). A revision of the South African species of *Gladiolus*. J. South Afr. Bot., 10, Suppl. — Van Tubergen (1969—1970). Wholesale catalogue of bulbs and plants. Haarlem, Holland.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 24 VI 1980.

Т. А. Ретина, М. Г. Пименов

ZOSIMA KOROVINII—ВИД С НАИМЕНЬШИМ ЧИСЛОМ ХРОМОСОМ В СЕМЕЙСТВЕ UMBELLIFERAET. A. RETINA, M. G. PIMENOV. THE LEAST CHROMOSOME NUMBER OF *ZOSIMA KOROVINII* IN THE FAMILY UMBELLIFERAE

Число хромосом ($2n=6$), впервые определенное у *Zosima korovinii*, оказалось наименьшим из известных в настоящее время в сем. *Umbelliferae*. У *Z. orientalis* с Кавказа определено $2n=12$. По основному хромосомному числу род *Zosima* отличается от других изученных в этом отношении таксонов трибы *Pastinaceae*.

До сих пор наименьшим числом хромосом в семействе зонтичных считалось $2n=8$, найденное у некоторых видов рода *Vupleurum* L. («Хромосомные числа. . .», 1969; Sauwet, 1975, 1976; Горовой и др., 1979). В этом семействе на фоне преобладания диплоидных видов с $x=11$ такие необычные числа представляют определенный таксономический интерес.

Нам в процессе кариосистематического изучения зонтичных СССР удалось обнаружить вид с еще более низким числом хромосом. Это *Zosima korovinii* M. Pimen.¹ — эндемичный для горной Средней Азии вид, у которого $2n=6$, т. е. его гаплоидный набор состоит всего из трех хромосом.

Исследования проводили на корешках прорастающих семян и взрослых растений коллекции зонтичных Ботанического сада Московского государственного университета. Происхождение материала: Киргизия, долина р. Гульча (Алайский хр.). Кончики корешков предварительно обрабатывали в 0.01 %-м растворе колхицина в течение 4 ч, затем помещали в спиртово-уксусную смесь (1 : 1) на 24 ч. Фиксация в уксусном спирте 1 : 1 предпочтительна в том случае, когда фиксированный материал приходится долго хранить. Окрашивание проводили 5 %-м кармином, после чего промывали в 45 %-й уксусной кислоте. Давленные препараты готовили с применением насыщенного раствора хлоралгидрата (Турков, Шелепина, 1975; Турков и др., 1978). При подразделении хромосом на группы руководствовались классификацией А. Levan с соавторами (1964).

Идиограмма (см. рисунок, а) построена на основе измерения относительных длин хромосом и по центромерному индексу на трех пластинках.

Диплоидный набор хромосом *Z. korovinii* состоит из двух пар метацентрических и одной пары субacroцентрических хромосом, причем последние имеют спутники (см. рисунок, б). Абсолютные размеры хромосом от 9 до 16 мкм. В таблице приведена морфометрическая характеристика хромосом.

Морфометрическая характеристика
хромосом *Zosima korovinii*

№ пар хромосом	Относительная длина, %	Центромерный индекс, %	Наличие спутников
1	41.5	47.0	Нет
2	31.6	50.0	»
3	26.8	14.7	Есть

Наличие такого кариотипа у *Z. korovinii* является весьма неожиданным, так как в трибе *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden., к которой принадлежит род *Zosima* Hoffm., преобладает обычное для сем. *Umbelliferae* $2n=22$, указанное в литературе для подавляющего большинства

¹ Номенклатура этого вида описана в нашей заметке (Пименов, 1976).



Идиограмма (а) и метафазная пластинка (б) *Zosima korovinii*.

изученных видов родов *Heracleum* L., *Malabaila* Hoffm., *Pastinaca* L., *Tordylium* L., для монотипного рода *Mandenovia* Alava и других таксонов.

Числа хромосом и особенности кариотипов видов рода *Zosima* до последнего времени оставались совершенно не изученными. Лишь в 1976 г. были опубликованы результаты работы L. Constance с соавторами (1976), которые определили у *Z. absinthifolia* (Vent.) Link из Ирака $n=10$, т. е. у этого вида оказалось иное основное число хромосом, чем у подавляющего большинства изученных представителей трибы *Pastinaceae*. В то же время оно не совпадает с определенным нами числом хромосом для *Z. korovinii*.

Объем вида *Z. absinthifolia* остается дискуссионным. Этот вид приводится для флоры СССР (Шишкин, 1951), однако И. П. Манденова (1953, 1959) различает *Z. absinthifolia* и *Z. orientalis* Hoffm., причем для территории СССР (Кавказ, Туркмения и Западный Казахстан) она указывает только последний вид. Мы определили числа хромосом для трех популяций *Z. orientalis* с Северного Кавказа и из Закавказья: 1) Армения, Вохчаберд; 2) Дагестан, Андийский хребет, Данух; 3) Нахичеванская АССР, устье р. Кюкючай. Методика исследований была та же, что и при изучении *Z. korovinii*. Для всех трех популяций оказалось $2n=12$, т. е. *Z. orientalis* представляет собой по крайней мере на Кавказе тетраплоидный вид с тем же $x=3$, как и *Z. korovinii*.

Таким образом, в роде *Zosima* наблюдается в противоположность другим родам трибы *Pastinaceae* большое разнообразие хромосомных чисел. По-видимому, в эволюции рода определенное значение имели как полиплоидия, так и диплоидия.

Из полученных данных можно сделать и некоторые таксономические выводы. С одной стороны, эти материалы свидетельствуют в пользу определенной обособленности рода *Zosima*, границы которого с некоторыми таксонами трибы *Pastinaceae*, особенно с родом *Malabaila*, по морфологическим, в частности карпологическим, признакам прослеживаются не слишком четко. С другой стороны, расхождение наших данных и данных Constance с соавторами можно трактовать как подтверждение самостоятельности видов *Z. absinthifolia* и *Z. orientalis*, если, конечно, дальнейшие исследования не обнаружат внутривидовой вариабельности по числам хромосом.

ЛИТЕРАТУРА

Горовой П. Г., Кетриц Л. М., Гриф В. Г. (1979). Таксономическое и карпологическое изучение *Vupleurum komarovianum* Lincz. и *Vupleurum scorzonnerifolium* Willd. (*Apiaceae*) из Приморья. Бот. ж., 64, 1. — Манденова И. П. (1953). Монография рода *Zosimia* Hoffm. Тр. Тбил. бот. инст., 15. — Манденова И. П. (1959). Материалы по систематике трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden. (*Umbelliferae* — *Apioidae*). Тр. Тбил. бот. инст., 20. — Пименов М. Г. (1976). Роды *Zosima* Hoffm. и *Pilopleura* Schischk. в горах Средней Азии и Казахстана. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 101. — Турков В. Д., Шелепина Г. А. (1975). Морфологи-

ческая индивидуальность митотических хромосом растений. ДАН СССР, 221, 5. — Турков В. Д., Шелепина Г. А., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. (1978). Исследование кариотипов некоторых видов рода *Ferula* L. (*Apiaceae*). Бот. ж., 63, 8. — Шишкин Б. К. (1951). Род Зосимия — *Zosimia* Hoffm. В кн.: Флора СССР, 17, М.; Л., Изд. АН СССР. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Sauwet A. M. (1975). Contribution à l'étude caryosystématique du genre *Bupleurum* L. IV. Bul. Soc. Bot. Franç., 122, 9. — Sauwet A. M. (1976). Biosystématique des espèces vivaces de *Bupleurum* L. (*Umbelliferae*) du bassin méditerranéen occidental. Perpignan. — Constance L., Guang T.-J., Bell S. R. (1976). Chromosome numbers in *Umbelliferae*. V. Amer. J. Bot., 63, 5. — Levan A., Frenka K., Sandberg A. (1964). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52, 2.

Московский
государственный университет.

Получено 29 X 1979.

УДК 581.4 : 001.4

М. Н. Тихонова

К ВОПРОСУ О ТЕРМИНОЛОГИИ, КАСАЮЩЕЙСЯ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ УТОЛЩЕННЫХ ПОБЕГОВ ОРХИДЕЙ

M. N. TIKHONOVA. A CONTRIBUTION TO THE TERMINOLOGY, CONCERNING
THE SPECIALIZED THICKENED SHOOTS OS THE ORCHIDS

На основе наблюдений за формированием одночленных утолщенных побегов орхидей в оранжерейных условиях уточняется терминология.

Для симподиально ветвящихся орхидей, особенно эпифитных, характерно формирование разнообразно утолщенных побегов, в которых растения запасают воду и питательные вещества.

В литературе до сих пор нет единства в терминологии, используемой для обозначения подобных специализированных побегов орхидей. Разные авторы называют их различно: «bulb» (луковица), «pseudobulb» (ложная луковица), «luftknolle» (воздушный клубень), «туберидий», «надземный

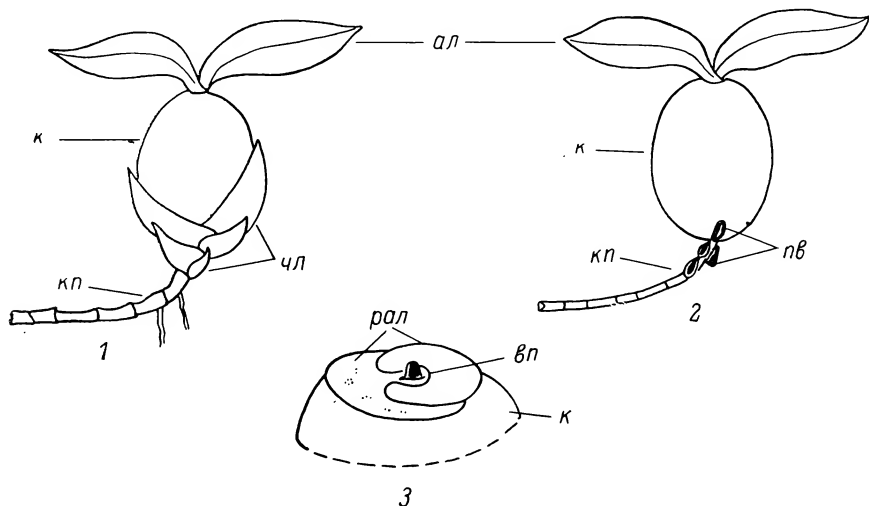


Рис. 1. Схема строения бокового побега у орхидей с одночленными клубнями.

1 — боковой побег, 2 — боковой побег после снятия чешуевидных листьев, 3 — верхушка клубня после снятия ассимилирующих листьев, к — клубень, кл — корневищная часть побега, чл — чешуевидные листья, ал — ассимилирующие листья, пв — почки возобновления, вп — верхушечная почка, рал — рубцы ассимилирующих листьев.

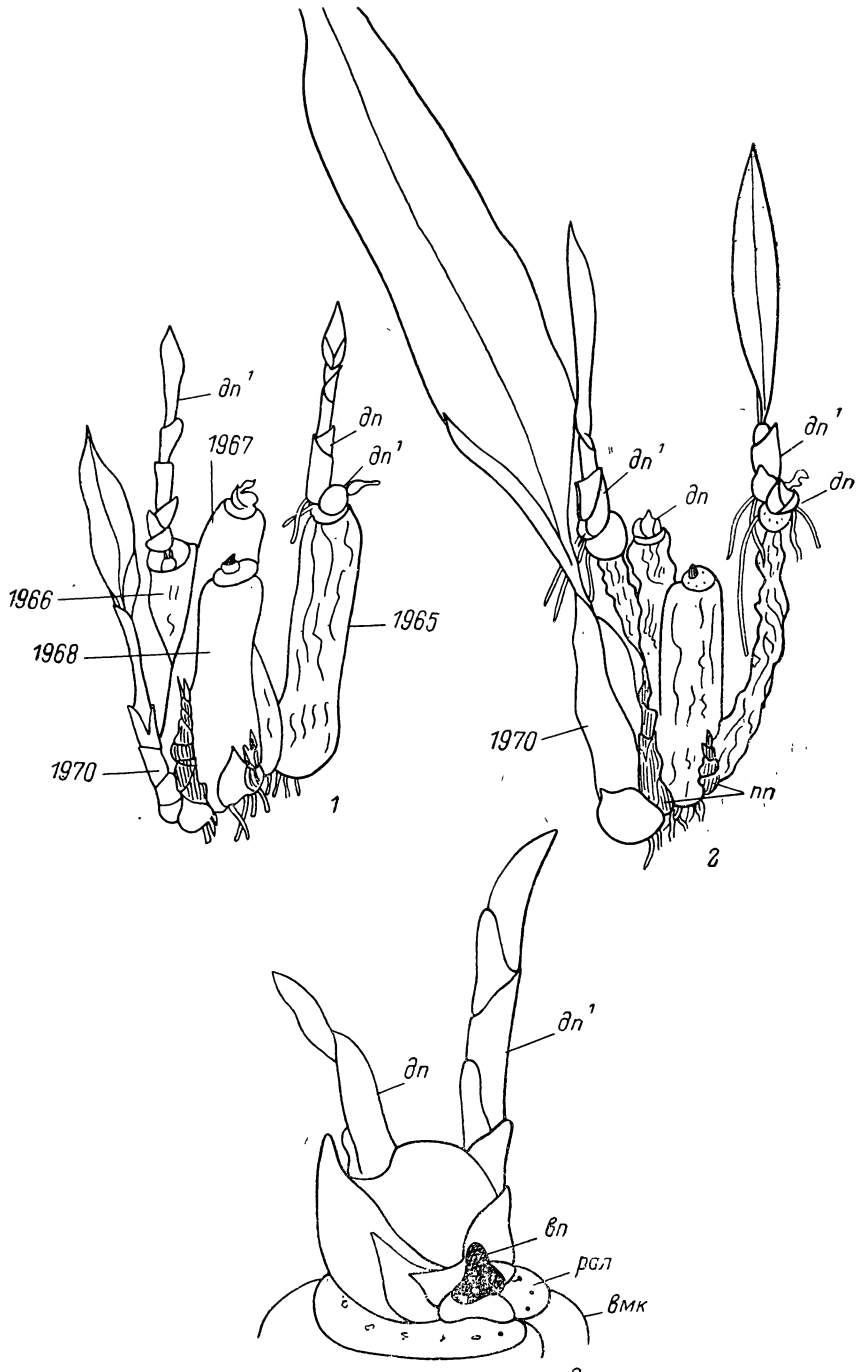


Рис.2. *Pholidata imbricata*.

1 — растение в период роста дочерних побегов второго поколения, 2 — это же растение после окончания периода роста побегов, 3 — верхушка клубня с дочерними побегами. *dn* — дочерний побег 1969 г., *dn'* — дочерний побег 1970 г., *nn* — погибшие побеги, *влк* — верхушка материнского клубня. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

клубень». Наиболее распространен довольно неопределенный, нуждающийся в уточнении термин «pseudobulb».¹

¹ В отечественной литературе встречаются также термины «бульба» и «псевдобульба», возникшие, вероятно, в результате вольного перевода терминов «bulb» и «pseudobulb».

Следует отметить, что причиной такого обилия терминов является не столько разнообразие природы данных образований, сколько недостаточная изученность строения вегетативных органов орхидей: разные авторы нередко различно называют однотипные по морфологии образования и одинаково — структуры, морфологически различные (Тихонова, 1974).

Для сравнительно большого числа видов орхидных характерны утолщенные побеги, образованные одним, последним или предпоследним, междоузлем бокового побега, с 1—2 ассимилирующими листьями на верхушке. Неутолщенная нижняя часть этих боковых побегов, несущая чешуевидные листья и придаточные корни, превращается в корневище и становится продолжением корневища, образованного такими же частями побегов предыдущих лет (рис. 1).

Формирование побегов у представителей родов *Coelogyne* Lindl. (Тихонова, 1970), *Pholidota* Lindl., *Eulophidium* Pfitz. и др. изучали в условиях оранжерей Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Было выяснено, что почки возобновления у орхидей с побегами такого типа расположены на корневищной части бокового побега в пазухах чешуевидных листьев. Верхушечная почка побега дает в зависимости от вида соцветие, цветоносный побег или отмирает. Почки в пазухах ассимилирующих листьев закладываются, но не успевают сформироваться ко времени окончания роста побега и в дальнейшем, как правило, не развиваются.

Таким образом, в обычных условиях утолщенные специализированные побеги описанного типа выполняют функцию отложения запаса питательных веществ, функцию же вегетативного возобновления — корневищная часть бокового побега.

Однако в неблагоприятных условиях эти образования проявляют способность формировать дочерние побеги. Впервые это наблюдалось в 1969 г. у одного из растений *Pholidota imbricata* Lindl. (рис. 2). Дочерние побеги развились последовательно на побегах 1965, 1966 и 1967 гг. из спящей почки в пазухе единственного ассимилирующего листа. Причиной их появления была, по-видимому, гибель в 1969 г. двух молодых побегов, развивавшихся из почек возобновления корневищной части побега 1968 г. Эти побеги погибли в начальный период роста, а третья, резервная, почка возобновления побега 1968 г. осталась в состоянии покоя до следующего, 1970 г. В 1970 г. дочерние побеги в свою очередь дали боковые побеги, материнские же побеги высохли, израсходовав на формирование двух поколений дочерних побегов весь запас питательных веществ.

Аналогичные случаи формирования дочерних побегов наблюдались в 1976 г. у *Coelogyne fuscescens* Lindl. и в 1977 г. — у *Eulophidium maculatum* (Lindl.) Pfitz. и были связаны с гибелью расположенных на корневищной части побегов почек возобновления.

Таким образом, одночленные утолщенные побеги орхидей, несущие наименьшее число почек, имеют природу клубня: наряду с функцией запаса питательных веществ они способны выполнять и функцию вегетативного возобновления. Их структуре и функциям вполне соответствует термин «надземный клубень» (Серебряков, 1952; Федоров и др., 1962), в данном случае — «одночленный надземный клубень».



ЛИТЕРАТУРА

- Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. М., Советская наука. — Тихонова М. Н. (1970). Строение и формирование побегов у некоторых видов тропических орхидей рода *Coelogyne* Lindl. Бот. ж., 55, 3. — Тихонова М. Н. (1971). О развитии побегов у *Bletilla striata* (Thunb.) Reichenb. f., *Calanthe vestita* Lindl. var. *regnieri* (Reichenb. f.) Veitch. Бот. ж. 56, 11. — Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л., Изд. АН СССР.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.675(571.62)

С. С. Харкевич

***ANEMONE TAMARAE (RANUNCULACEAE) —
НОВЫЙ ВИД С СЕВЕРА ХАБАРОВСКОГО КРАЯ***S. S. KHARKEVITCH, *ANEMONE TAMARAE (RANUNCULACEAE) — A NEW
SPECIES FROM THE NORTH OF KHABAROVSK REGION*

С севера Хабаровского края (восточный участок Алданского флористического района) описан новый для науки вид рода *Anemone* — *A. tamarae*, близкий к виду *A. drummondii*, распространенному в СССР на севере Камчатской обл. и в Чукотском автономном округе.

Во время проведения ботаническим отрядом Биолого-почвенного института (БПИ) ДВНЦ АН СССР флористических исследований в июне—июле 1978 г. в западной части Аяно-Майского р-на Хабаровского края, представляющей собой восточную оконечность Алданского флористического района (Караваяев, 1958), в трех пунктах на выходах кремнистых известняков были собраны образцы рода *Anemone* L. в фазе плодоношения. По плодам растение несколько напоминало *Anemone ochotensis* (Fisch. ex G. Pritz.) Juz. (*A. sylvestris* L. ssp. *ochotensis* (Fisch. ex G. Pritz.) Petrovsky), но очень отличалось листьями и экологией. Из-за позднего времени года поиски особей в цвету не увенчались успехом, в связи с чем не представилось возможным судить о видовой принадлежности собранных образцов.

При проведении дополнительных исследований в июне 1979 г. на хребте Челат в бассейне р. Горби на севере этого же района в аналогичных условиях удалось выявить два местонахождения этого вида и собрать обильный гербарный материал в фазе цветения. Проведенный анализ этого материала показал, что собранные образцы относятся к новому для науки виду, описание которого приводится ниже.

Anemone tamarae Charkev. sp. nov. (sectio *Anemone*). — Planta perennis. Rhizoma abbreviatum, incrassatum, multiceps, apice squamis residisque foliorum annorum praeteritorum tectum. Folia radicalia 2—3, 10—12 cm lg., lamina ambitu orbiculari, ad 4 cm in diam., in lacinias anguste lineares, 1—1.5 cm lg., 1 mm lt. triternatim partita, laciniiis supra viridibus, subtus glaucescentibus, margine subinvolutis. Caulis sub anthesi ad 15 cm altus, inferne glaber, superne pilis albidis longis sparse tectus, in fructibus ad 35 cm lg., involucri triphylo in triente caulis inferiore sito, foliis petiolatis, petiolis 1 cm lg., laminis eis foliorum radicalium conformibus, aequimagnis ac simili modo dissectis, petiolis petiolulisque pilis albidis longis tectis. Caulis, petioli et laciniae foliorum apice rubeolo-violacei. Flores solitarii, subexpansi, ad 3.5 cm in diam., perianthii phyllis 8—10, ovalibus, 1.5 cm lg., 0.6 cm lt., subtus coerulescentibus, pilis albidis sat dense vestitis, supra albis, glabris. Stamina numerosa, antheris flavis, 0.6—0.7 mm lg. Pistilla numerosa, flava, stylis 1 mm lg. Receptaculum post anthesin protractum. Fructus pedunculo ad 25 cm protracto, compactus, basi residuis perianthii et androecei praeditus, apice rotundatus, ovalis, ad 1 cm lg., 0.6—0.7 cm lt., carpellis (nuculis) ad 4 mm lg., brunneis, basi pilis vix rufulis longis tectis, rostello subflexuoso, incurvato, ad 2 mm lg. Floret Majo—Junio, fructificat Junio abeunte—Julio.

T y p u s: Prov. Chabarovsk, distr. Ajano-Majensis, in viciniis pagi Aim, ad ripam sinistram saxosam fl. Maja, 17 km adverso flumine, amniculus Semja, declive caespitosum ad austro-occidentem expositum, ca 400 m s. m., unacum *Rhododendro adamsii*, *Carice macrogyna*, fructificatione ineunte, sparse, 23 VI 1978, S. S. Charkevicz et V. V. Jakubov (LE, isotypus VLA).

S p e c i m i n a e x a m i n a t a. Prov. Chabarovsk, distr. Ajano-Majensis, in viciniis pagi Neljkan, ad ripam dextram saxosam fl. Maja, 14 km infra pagum secundo flumine, prope lacus Czujenses, in denudationibus carbonatis, vegetatione, raro, 12 VII 1978, T. G. Bucz et V. V. Jakubow; ibidem, in viciniis pagi Kurun-Urjach, in denudationibus carbonatis unacum *Potentilla inquinanti* Turcz., fructificatione, raro, 23 VII 1978, T. G. Bucz et V. V. Jakubov; ibidem, vallis fl. Gorbi, in regione subalpina, ad pratulum in confragis *Pini pumilae* unacum *Rhododendro adamsii*, *Limnade stelleri* Trin., *Carice melanocarpa*, in flore, saepe, 24 VI 1979, S. S. Charkevicz et G. F. Jaschenkova; ibidem, ad ripam dextram fl. Gorbi, in regione subalpina, in denudationibus carbonatis, in confragis *Oxytropi vassilczenkoi* Jurtz., in flore, frequentissime, 24 VI 1979, S. S. Charkevicz et I. B. Vyschin.

A f f i n i t a s. Ab *A. drummondii* S. Wats., in parte regionis Kamczatzensis et in districtu autonomo Czukotensi vigenti, cui species nostra affinis est, statura altiore, foliis radicalibus paucis, involucris foliis petiolatis, dissectione foliorum et laciniiis eorum angustioribus differt.

Habitat in regionibus silvatica (pineto-lariceto) et subalpina, in pratulis confragorum *Pini pumilae* (Pall.) Regel, in denudationibus carbonatis, unacum *Rhododendro adamsii* Rehd., *Carice macrogyna* Turcz. ex Steud., *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv.

D i s t r i b u t i o. Systema fl. Maja in parte occidentali distr. Ajano-Majensis provinciae Chabarovsk (loci 5), distr. floristicus Aldanensis (pars orientalis distr. Leno-Kolymensis florum URSS). Species haec in partibus RSSA Jacutiae confinibus exspectanda est.

Species cl. T. G. Bucz, florum districtus Ajano-Majensis annis 1973 et 1977—1979 investiganti dedicatur.

Многолетнее растение. Корневище укороченное, утолщенное, многоглавое, на верхушке с чешуями и остатками черешков прошлых лет. Прикорневые листья в числе 2—3, 10—12 см дл. Пластинка листа в очертании округлая, до 4 см в поперечнике, трижды тройчатораздельная на узколинейные доли 1—1.5 см дл., 1 мм шир. Доли листа сверху зеленые, снизу сизоватые, со слегка завернутыми краями. Во время цветения стебель до 15 см выс., в нижней части голый, в верхней — покрыт редкими длинными светлыми волосками. При плодах стебель вытягивается до 35 см дл. Покрывало расположено в нижней трети длины стебля. Листья покрывала в числе 3, на черешках 1 см дл. Пластинки листьев покрывала по форме, размерам и рассеченности не отличаются от прикорневых листьев. Черешки и черешочки с длинными светлыми волосками. Стебель, черешки и верхушки долей листьев красновато-фиолетовые. Цветки одиночные, почти распростертые, до 3.5 см в поперечнике. Листочки околоцветника в числе 8—10, овальные, 1.5 см дл., 0.6 см шир., на нижней поверхности голубоватые, довольно густо опушены светлыми волосками, на верхней поверхности белые, голые. Тычинки многочисленные. Пыльники желтые, 0.6—0.7 мм дл. Пестики многочисленные, желтые. Столбики 1 мм дл. Цветоложе после цветения вытягивается. Сборный плод на вытянутой до 25 см дл. плодоножке, компактный, у основания с остатками околоцветника и андрогнея, сверху закругленный, овальный, до 1 см дл., 0.6—0.7 см шир. Плодик (орешек) до 4 мм дл., коричневый, у основания покрытый длинными, слегка рыжеватыми волосками. Носик плода слегка извилистый, согнутый, до 2 мм дл. Цветет в мае—июне. Плоды созревают в конце июня—в июле (рис. 1).

Т и п: Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, окрестности с. Аим, левый скалистый берег р. Мая, в 17 км выше по течению, речка Семья, задерненный склон юго-западной экспозиции, на высоте около 400 м над

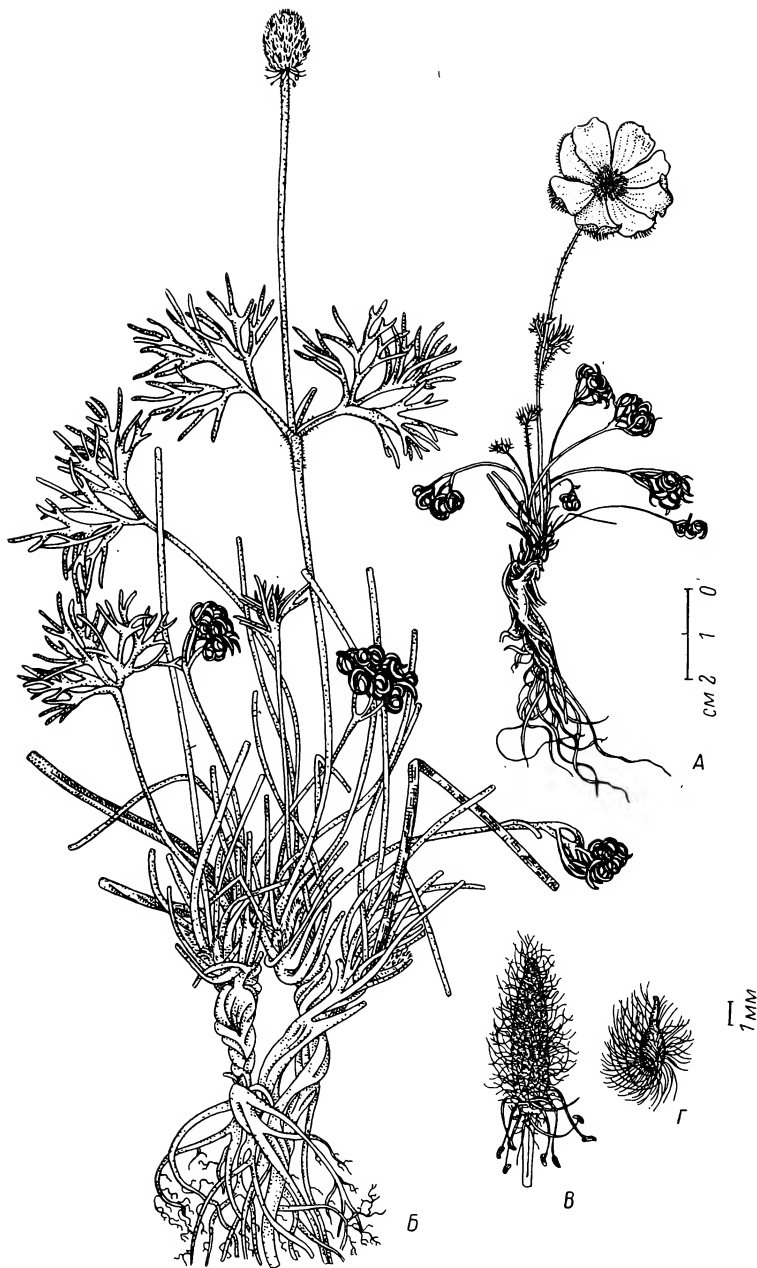


Рис. 1. *Anemone tamarae*.

А — общий вид растения в фазе цветения, Б — общий вид растения в фазе плодоношения, В — вытянутое цветоложе с остатками андроея, Г — плодик орешек.

ур. м., в сообществе с *Rhododendron adamsii*, *Carex macrogyna*, начало плодоношения, рассеянно, 23 VI 1978, С. С. Харкевич и В. В. Якубов (LE, изотип VLA).

И с с л е д о в а н н ы е э к з е м п л я р ы. Хабаровский край, Аяно-Майский р-н, окрестности с. Нелькан, правый скалистый берег р. Мая, в 14 км ниже по течению, в районе Чуйских озер, выходы карбонатных пород, вегетация, редко, 12 VII 1978, Т. Г. Буч и В. В. Якубов; там же, окрестности с. Курун-Урях, выходы карбонатных пород, совместно с *Potentilla inquinans* Turcz., плодоношение, редко, 23 VII 1978, Т. Г. Буч и В. В. Якубов; там же, долина р. Горби, левый берег, подгольцовый пояс, по-

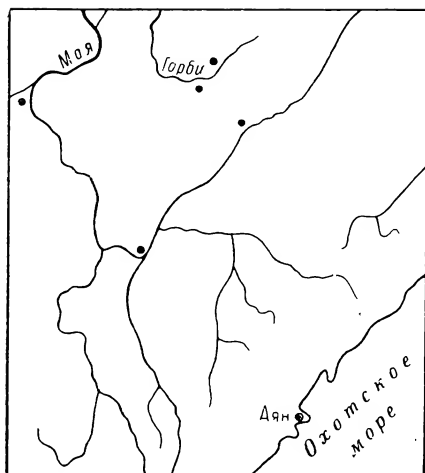


Рис. 2. Географическое распространение *Anemone tamarae* в Аяно-Майском р-не Хабаровского края.

лянка среди зарослей *Pinus pumila*, в сообществе с *Rhododendron adamsii*, *Limnasia stelleri* Trin., *Carex melanocarpa*, цветение, часто, 20 VI 1979, С. С. Харкевич и Г. Ф. Яшенкова; там же, правый берег р. Горби, подгольцовый пояс, выходы карбонатных пород, в сообществе с *Oxytropis vassilczenkoi* Jurtz., в цвету, очень часто, 21 VI 1979, С. С. Харкевич и И. Б. Вышин.

Родство. От близкого вида *A. drummondii* S. Wats., распростра-

ненного на севере Камчатской обл. и в Чукотском автономном округе, отличается более высоким ростом, немногочисленными прикорневыми листьями, наличием черешков у листьев покрывала, иным характером расчленения листьев и более узкими их долями.

Растет в лесном (сосново-лиственничном) и подгольцовом поясах, на полянках среди зарослей *Pinus pumila* (Pall.) Regel, на выходах карбонатных пород, в сообществе с *Rhododendron adamsii* Rehd., *Carex macrogyna* Turcz. ex Steud., *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv.

Общее распространение. Известен из указанных 5 пунктов в бассейне р. Мая в западной части Аяно-Майского р-на Хабаровского края, в Алданском флористическом районе (восточная часть Лено-Колымского района флоры СССР) (рис. 2). Следует ожидать нахождение этого вида в смежных районах Якутской АССР.

Вид назван в честь Т. Г. Буч, в 1973, 1977—1979 гг. принявшей активное участие в изучении флоры Аяно-Майского р-на Хабаровского края.

Ветреница Тамары известна пока из 5 указанных местонахождений. В просмотренном нами гербарии Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (г. Магадан), в котором хорошо представлена флора юга Магаданской обл., а также в просмотренном по нашей просьбе В. В. Якубовым гербарии Института биологии Якутского филиала СО АН СССР не удалось выявить образцы ветреницы, которые могли бы походить на описанный вид. Подобных образцов, найденных на территории СССР, не оказалось также и в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Главного ботанического сада АН СССР (г. Москва) и Московского государственного университета.

Следует отметить, однако, что в Общем гербарии БИНа нами обнаружен гербарный лист с тремя смонтированными экземплярами в цвету, весьма похожими на описанный нами вид растения, с этикеткой: «Plants of Washington. Mt. Ingalls, Mt. Stuart Dist, Chelan CO, jul. 1937, leg. W. J. Eyerdam, det. Constance», под названием *Anemone hudsoniana* (DC.) Richards. — вида, описанного с побережья Гудзонова залива в Северной Америке.

Указанный образец не идентичен другим образцам с этим же названием, хранящимся в указанном гербарии. С. Hitchcock и A. Cronquist (1964) отождествляют этот вид, трактовавшийся Декандолем как *A. multifida* Poir. var. *hudsoniana* DC., с типовой разновидностью (var. *multifida*) близкого к *A. drummondii* вида *A. multifida*, отличающегося шелковистым опушением, разветвленными генеративными побегами и более короткими столбиками (Hultén, 1968) и не представленного во флоре СССР.

В связи с тем, что *A. tamarae* ближе всего к виду *A. drummondii*, распространенному, кроме Северо-Востока СССР, также на Аляске и в средней части Скалистых гор в Северной Америке, отмеченное сходство является,

по-видимому, проявлением гомологической изменчивости у родственных видов.

Описанный вид ветреницы — еще один эндемичный вид восточной части Алданского флористического района, простирающегося до хребта Джугджур, который является довольно четким рубежом между восточно-сибирской и охотской флорами. На этой территории, которую можно назвать Западным Приджугджурьем, довольно часто встречаются такие эндемичные виды, как *Anemone calva* Juz., *Minuartia jacutica* Schischk., *Arabis turczaninowii* Ledeb., *Saxifraga lactea* Turcz., *Hedysarum vicioides* Turcz., *Saussurea hypargyrea* Lipsch. et Vved. и другие виды, свидетельствующие о древности и самобытности флоры Западного Приджугджурья. Следует также отметить, что недавно описанный вид *Polygonum amgenense* V. Michaleva et V. Perfiljeva, считавшийся эндемиком юго-восточной Якутии, собранный нами в 1978 г. на берегу р. Мая в окрестностях с. Аим Аяно-Майского р-на Хабаровского края на территории, также относящейся к восточной части Алданского флористического района, богатой другими флористическими находками.

ЛИТЕРАТУРА

Караваев М. Н. (1958). Конспект флоры Якутии. М.; Л., Изд. АН СССР. — Hitchcock C. L., Cronquist A. (1964). *Salicaceae—Saxifragaceae*. In: Hitchcock C. L., Cronquist A., Ownbey M., Thompson J. W. Vascular plants of the Pacific North West, 2. Univ. Washington Press. Seattle. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford Univ. Press, California.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 24 XI 1980.

УДК 005 : 576.16 : 582.572.2

И. Г. Левичев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

I. G. LEVICHEV. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *GAGEA*
(*LILIACEAE*) FROM THE WESTERN TIAN-SHAN

Один из наиболее мелких гусиных луков *Gagea minutiflora* из нескольких пунктов Западного Тянь-Шаня был подвергнут сравнительному изучению в природе и в культуре. Установленные морфологические различия, коррелирующие с географическим распространением и экологией обитания, позволили выделить три новых вида: *G. pseudo-minutiflora*, *G. glaucescens*, *G. caelestis*.

Флористическое изучение Чаткальского заповедника, расположенного в западной оконечности Чаткальского хребта (Западный Тянь-Шань), установило высокую видовую насыщенность его флоры представителями рода *Gagea* Salisb. В. Н. Павлов (1971) для Западного Тянь-Шаня указывает 23 вида этого рода, из которых на территории заповедника найдено 18. Кроме них, обнаружен целый ряд самостоятельных таксонов (8 видов и 3 подвида), намеченных к описанию.

Основанием к выделению такого значительного числа новых видов послужили изучение и сравнение морфологических и биологических особенностей представителей рода *Gagea*, собранных автором из разных частей ареала в живой коллекции, насчитывающей около 170 образцов более чем 60 видов.

Изучение гербарного, а также живого материала в природе и в коллекции позволило установить, что небогатый набор диагностических призна-

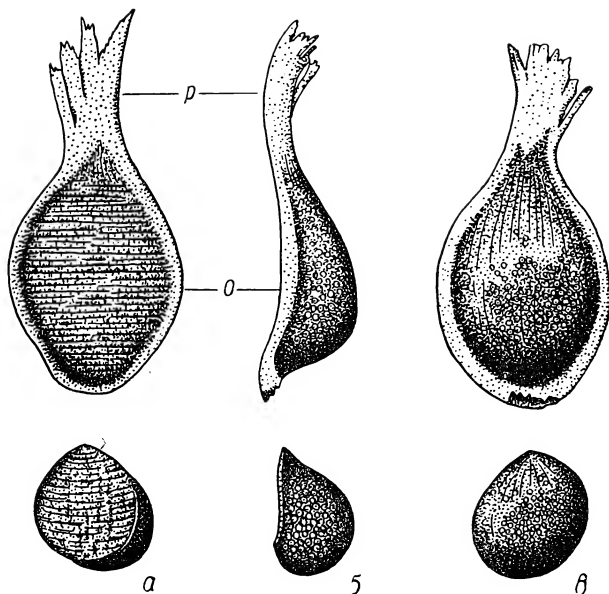


Рис. 1. Вегетативные луковички *Gagea minutiflora*.

В нижнем ряду — луковичка ювенильной особи, в верхнем — генеративной; а — поверхность прикреплёния (прилегания) к материнской луковичке, б — вид сбоку, в — вид со спинной стороны; видны остатки стебля в виде светлого «ободка» (о) и «ручки» (р).

ков, которыми оперируют современные определительные таблицы, может быть существенно пополнен. Наибольшее количество новых признаков было найдено в строении органов вегетативного размножения. Оказалось, что, несмотря на высокое разнообразие способов вегетативного размножения в пределах рода, для каждого вида специфичны и стабильны определенные способы размножения. Это дает достоверный материал для диагностики близкородственных групп и обособления новых видов, в особенности при наличии коррелятивных связей с другими морфологическими признаками, экологическими условиями обитания и географическим распространением.

Полевые исследования охватывали значительный высотный диапазон от 800 до 3200 м над ур. м., и на всей этой экологически разнородной территории встречался гусиный лук, значащийся в определителях как *Gagea minutiflora* Regel.

О экологии этого вида в литературе имеются противоречивые сведения. Вид был описан Э. Л. Регелем из низкогорий Каратау, что не помешало, однако, последующим монографам связывать его распространение то с альпийским поясом (Гроссгейм, 1935), то с поясом арчевников (Введенский, 1963), то с обоими этими верхними поясами (Введенский, 1941, 1971), либо указывать одновременно для лесовых предгорий и щебнистых высокогорий (Голоскоков, 1958; Цагалова, 1969), разрывая его по высотному распространению. Эти противоречия в экологии и габитуальные отличия, установленные в полевых условиях, впоследствии подтвержденные морфологическими признаками, позволили сделать вывод о неоднородности *G. minutiflora*.

Возникла необходимость идентифицировать типовой образец *G. minutiflora* с морфологически разнородным материалом, относимым к этому виду. Как и следовало ожидать, типовой образец *G. minutiflora* был идентифицирован с растениями предгорного и низкогорного распространения. Решающее значение при идентификации сыграла поверхность прикрепления вегетативной луковички. У *G. minutiflora* поверхность прикрепления (поверхность прилегания к материнской луковичке) оказалась поперечно-морщинистой, а наружная поверхность — ячеисто-ямчатой (рис. 1).

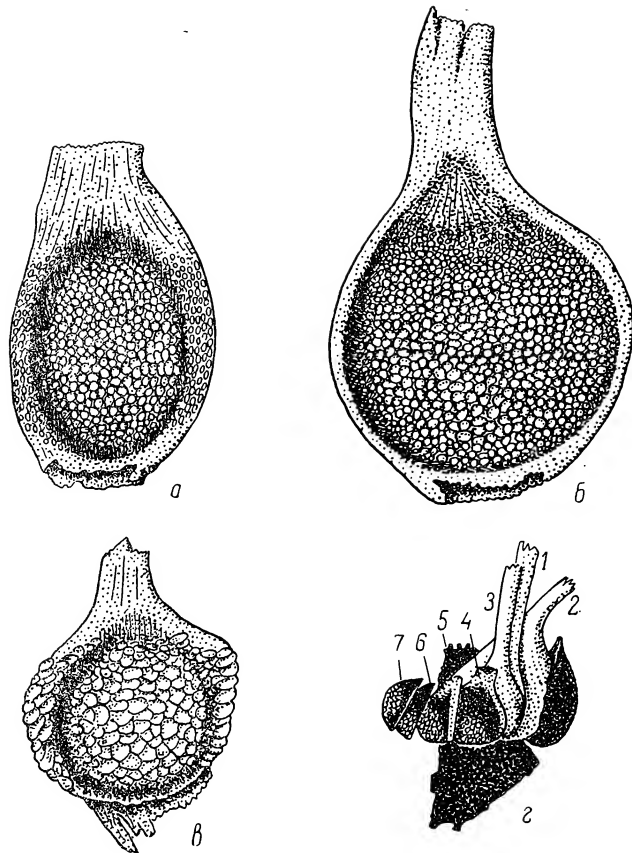


Рис. 2. Поверхность прикрепления вегетативных луковичек.

a — *Gagea glaucescens*, *б* — *G. caelestis*, *в* — *G. pseudominutiflora*; *г* — подземные органы *G. pseudominutiflora*: стебель (1) выходит между замещающей луковицей в пазухе первого прикорневого листа (2) и луковичкой (3) в пазухе второго прикорневого листа, снаружи от нее располагаются вегетативные луковички прошлых лет (4—7), из них наружные (6, 7) образованы в ювенильный период.

При описании *G. minutiflora* Регель (Regel, 1875; Регель, 1876) не упоминал о луковичках. Скульптура луковички как систематический признак была использована А. И. Введенским (1963 : 217), который назвал ее «точно-ячеистой», а позже (1971 : 30) «ячеисто-ямчатой», не указав, о какой поверхности луковички идет речь.

Таким образом, в этой группе родства только у *G. minutiflora* внутренняя и наружная поверхности луковички оказались существенно различными, что облегчило идентификацию.

Указанные скульптурные особенности обнаруживаются лишь у луковичек, прошедших период летнего покоя. Луковички текущего года с живым, еще светлым эпидермальным слоем клеток имеют фасеточную скульптуру (за счет сферически-выпуклых наружных стенок). После периода покоя эпидермальный слой клеток высыхает, а стенки их опадают внутрь, образуя ямчатую скульптуру. В зависимости от величины и конфигурации эпидермальных клеток формируется морщинистая или ямчатая скульптура.

У *G. minutiflora* вегетативное размножение происходит путем ежегодного образования одиночной луковички. За ряд предшествующих лет в оболочках луковицы скапливается до 4—5 таких вегетативных луковичек, находящихся в покоем состоянии.

Обычно луковички расположены в ряд, налегая друг на друга (рис. 2, *г*), и имеют разные размеры: наружные мельче расположенных непосредственно у материнской луковицы. Это объясняется тем, что образование вегетативных луковичек начинается в ювенильной стадии, на втором году жизни,

когда материнская луковица еще невелика и формирует мелкую вегетативную луковичку. В последующие годы, по мере увеличения массы материнской луковицы, ежегодно продуцируется луковичка более крупных размеров, которая отгесняет кнаружи луковички предыдущих лет. Вступление материнской особи в генеративную стадию существенно отражается на строении образуемой ею вегетативной луковички (рис. 1). Луковичка генеративных экземпляров возникает у основания стебля, плотно с ним срастаясь. Сросшиеся с луковичкой ткани стебля придают ей специфические особенности генеративного периода: «ободок» и «ручку» (рис. 1, а, б). Судя по этим особенностям, *G. minutiflora* в естественных условиях вступает в генеративную стадию на 3—4 году жизни и плодоносит 2—3 года.

Существенными диагностическими признаками в роде *Gagea* являются расположение стебля относительно луковицы и количество вегетативных луковичек. Стебель в описываемой группе видов всегда расположен между замещающей луковицей и одиночной вегетативной луковичкой, образовавшейся в текущем году. Однако в старых оболочках луковицы могут сохраняться еще несколько луковичек прошлых лет (рис. 2, г). Образование вегетативной луковички у *G. pseudominutiflora* существенно отличается от остальных видов группы — луковичка возникает в пазухе хорошо развитого второго прикорневого листа. Иногда в конце онтогенеза у синильных растений второй лист может не образоваться.

Разграничение видов этой группы возможно по следующему ключу:

1. Поверхность прикрепления (прилегания) вегетативной луковички
ячеисто-ямчатая 2
- Поверхность прикрепления вегетативной луковички поперечно-морщинистая *G. minutiflora*
2. Прикорневой лист один 3
- Прикорневых листьев два *G. pseudominutiflora*
3. Поверхность прикрепления вегетативной луковички светло-коричневая. Нижний стеблевой лист эллиптический, в верхней половине быстро и длинно оттянут, несколько длиннее соцветия. Околоцветник при плодах яйцевидно-бокаловидный, с расширенным основанием. Цветки в щитковидном соцветии. Невысокое, крепкое растение, имеет сизый оттенок *G. glaucescens*
- Поверхность прикрепления вегетативной луковички черно-коричневая. Нижний стеблевой лист узколанцетовидный, значительно длиннее соцветия. Околоцветник при плодах узкоовальный, с округло-клиновидным основанием. Цветки в раскидистом соцветии. Зеленое растение до 15 см выс. *G. caelestis*.

Gagea minutiflora Regel (рис. 3).

Луковица 5—6 мм в диам., шаровидно-яйцевидная, покрыта темно-бурыми тонкокожистыми оболочками, с одиночной луковичкой. Луковичка черно-бурая, ложковидная, поверхность прикрепления поперечно-морщинистая. Стебель 4—10 см выс., тонкий, разветвленный, светло-зеленый (как и все растение), выходит между луковицей и вегетативной луковичкой текущего года. Прикорневой лист одиночный, немного превышает соцветие, 0.4—0.5 мм в диам., нитевидный, на срезе округло-треугольный. Стеблевые листья очередные, нижний короче или равен соцветию, ланцетовидный, постепенно заостренный, верхние уменьшающиеся, иногда с редкими ресничками. Цветки в рыхлом (1) 5—10 (20)-цветковом соцветии, на волосовидных изогнутых цветоножках до 20 мм дл., после отцветания вниз склоняющиеся. Листочки околоцветника 2.5—5 мм дл., тупые, с внутренней стороны желтые, снаружи зеленые, трехнервные, наружные 1—1.5 мм шир., на 0.5—1 мм короче внутренних, линейно-эллиптические, внутренние 0.5—0.9 мм шир., продолговато-линейные, по отцветании смыкаются и околоцветник приобретает узкобокаловидную форму с клиновидным основанием. Завязь удлинённая, сужающаяся в ножку. Коробочка в 2 раза короче околоцветника, обратнойяйцевидная, с углублением на верхушке, на короткой ножке.

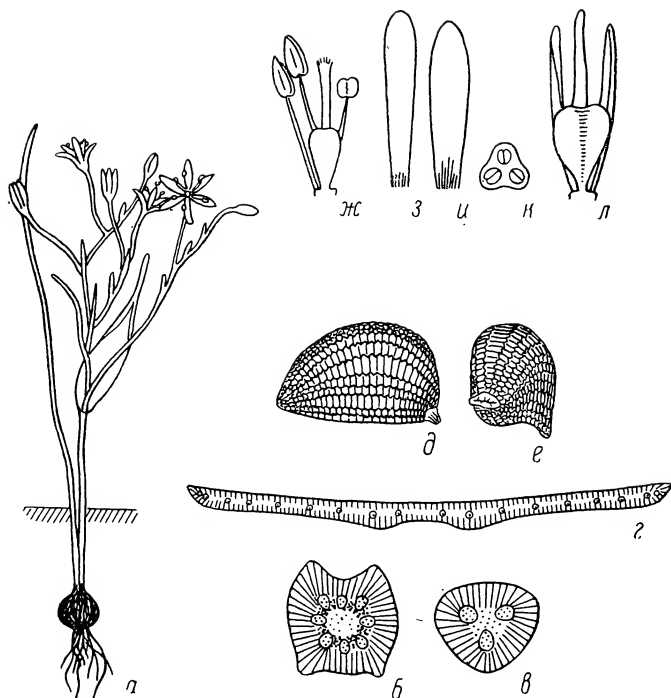


Рис. 3. *Gagea minutiflora*.

a — общий вид (горизонтальная линия — уровень почвы); *б* — поперечный срез стебля; *в* — поперечный срез прикорневого листа; *г* — поперечный срез нижнего стеблевого листа; *д* — семя, вид сбоку, справа выделяется жировой придаток; *е* — семя, вид со стороны жирового придатка; *ж* — завязь, столбик и пыльники, справа — раскрытый, слева — нераскрытый; лепестки: *з* — внутренний, *и* — наружный, *у* основания нектарные ямки; *к* — поперечный срез завязи; *л* — зрелая коробочка.

Распространен по мелкоземистым и слабоскелетным склонам в предгорьях и нижнем поясе гор, доходит до верхней границы лесного пояса (600—1900 м над ур. м.).

***Gagea pseudominutiflora* Levichev sp. nov.** (рис. 4). — Bulbus 4—5 mm in diam., globoso-ovoideus, tunicis tenuiter coriaceis atro-fuscis tectus, bulbillo solitario. Bulbillus atro-brunneus, cochlearis, facie insertionis alveolata. Caulis 3—5 cm altus, firmus, a basi ramosus, ut tota planta atroviridis, inter bulbum et bulbillum vegetativum in axilla folii alteri radicalis enatus. Folia radicalia duo, inflorescentiam subduplo superantia, filiformia, 0.6—0.9 mm in diam.; folium primum sectione solenosemiteres, folium alterum sectione orbiculero-triangulari. Folia caulina alterna, inferum inflorescentia brevius, late lanceolatum, superiora decrescentia, sparse ciliata. Flores in inflorescentiam densam 7—14 (17)-floram dispositi, pedicellis flexibilibus, post anthesin reflexi. Perianthii phylla 5—6 mm longa, obtusa, interne lucide flava, externe atro-viridia, exteriora 1.1—1.4 mm lata, interioribus ad 0.5—1 mm breviora, lineari-elliptica, interiora 0.7 mm lata, linearia, apice rotundata, post anthesin conniventia, quam ob rem perianthium figuram anguste poculiformem, basi orbiculari-cuneiformem praebet. Ovarium elongatum, in stipitem angustatum. Capsula perianthio ad trientem brevior, triangulari-obovata, breviter stipitata.

Habitat in declivibus schistosis regionis montanae inferioris et rarius in regione montana media.

Т у п у с: E. bulbis a I. Levichev in extremitate orientali montium Boroldajcorum (regio Czimkent), prope pagum Tjulkubas a. 1976 lectis in pago Parkent enata, 3 IV 1978, № 41-B, I. Levichev (LE, isotypus TASH).

A f f i n i t a s. A *G. minutiflora* Regel facil insertionis bulbillorum vegetativorum alveolata necnon foliis radicalibus duobus differt.

Луковица 4—5 мм в диам., шаровидно-яйцевидная, покрыта темно-

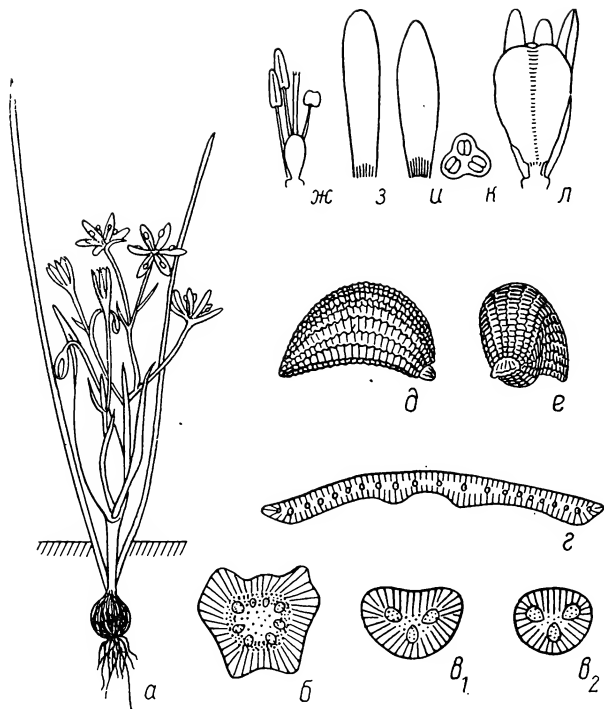


Рис. 4. *Gagea pseudominutiflora*.

б₁ — поперечный срез первого прикорневого листа; б₂ — поперечный срез второго прикорневого листа; остальные обозначения, как на рис. 3.

бурыми тонкокожистыми оболочками, с одиночной луковичкой. Луковичка темно-коричневая, ложковидная, поверхность прикрепления ячеисто-ямчатая. Стебель 3—5 см выс., крепкий, ветвится у поверхности почвы, темно-зеленый (как и все растение), выходит между луковичей и вегетативной луковичкой в пазухе второго прикорневого листа. Прикорневых листьев два, почти в 2 раза превышающих соцветие, нитевидных, 0.6—0.9 мм в диам., на срезе: первый — желобчато-полукруглый, второй — округло-треугольный. Стеблевые листья очередные, верхние уменьшающиеся, с редкими ресничками. Цветки в густом, 7—14 (17)-цветковом соцветии, на тонких изгибистых цветоножках, после отцветания склоняются вниз. Листочки околоцветника 5—6 мм дл., тупые, с внутренней стороны ярко-желтые, снаружи темно-зеленые, наружные 1.1—1.4 мм шир., на 0.5—1 мм короче внутренних, линейно-эллиптические, внутренние 0.7 мм шир., линейные, на верхушке закругленные, по отцветании смыкаются и околоцветник приобретает узкобокаловидную форму, с округло-клиновидным основанием. Завязь удлинённая, сужающаяся в ножку. Коробочка на треть короче околоцветника, треугольно-обратнойцевидная, на короткой ножке.

Распространен по щебнистым склонам в нижнем и среднем поясах гор.

Т и п: Выращен в пос. Паркент из луковиц, собранных автором в июне 1976 г. в восточной оконечности Боролдайских гор (Чимкентская обл.) близ поселка Тюлькубас, 3 IV 1978, № 41-Б, И. Левичев (LE, изотип TASH).

Р о д с т в о. От *G. minutiflora* Regel отличается ямчатой скульптурой поверхности прикрепления вегетативных луковичек и двумя прикорневыми листьями.

Gagea glaucescens Levichev sp. nov. (рис. 5). — Bulbus 5—7 mm in diam., globoso-ovoideus, tunicis tenuiter coriaceis pallide fuscis vel brunneis tectus, bulbillo solitario. Bulbillus lucide et pallide brunneus, cochlearis, facie insertionis alveolata. Caulis 4—6 (8) cm altus, firmus, ramosus, ut tota planta viridulo-glaucus, inter bulbum et bulbillum vegetativum

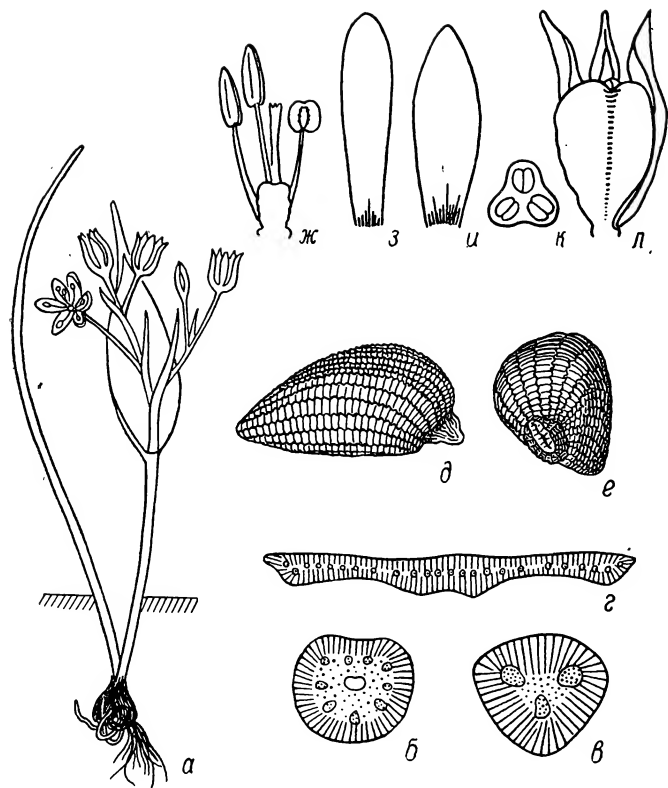


Рис. 5. *Gagea glaucescens*.

Обозначения, как на рис. 3.

anni currentis enatus. Folium radicale solitarium, ad trientem inflorescentiam superans, 0.5—0.7 mm in diam., filiforme, sectione orbiculari-triangulari. Folia caulina alterna, inferum inflorescentiam superans, late ellipticum, apice cito et longe attenuatum, superiora decrescentia, interdum sparse ciliata. Internodium caulinum plerumque evolutum (in speciminibus partibus vegetativis robustis tantum nullum). Flores in inflorescentiam 2—6 (10)-floram corymbosam congesti, pedicellis brevibus ad 15 mm longis, post anthesin erecti. Perianthii phylla 6—8 mm longa, obtusa, interne lucide lutea, externe viridulo-glaucia, trinervia, exteriora 1.3—1.7 mm lata, lanceolata, interiora 0.8—1.1 mm lata, linearia, post anthesin non conniventia, quam ob rem perianthium figuram ovoideo-poculiformem, basi orbiculari-dilatatum praebet. Ovarium ovale, sessile. Capsula ad trientem perianthio brevior, elliptica vel obovata, apice sinuata, sessilis.

Habitat in declivibus apertis minute schistosis et glareosis in massa ad margines semitarum, ad habitacula pecudum, infra nives in regione montana media et superiore (1800—2800 m s. m.).

Т у п у s: Jugum Czatkalense, area Majdantalensis reservati Czatkalensis, jugum Terekli, 2050 m s. m., 28 IV 1979, № 15, I. Levichev (LE, isotypus TASH).

Р а р а т у п i: Jugum Czatkalense, area Basch-Kyzyl-sajensis reservati Czatkalensis, mons Sukokskij Kamenj dictus, 2350 m s. m., ad nivem, 28 V 1976, № 154, L. Krassovskaja; jugum Kuraminicum, Loschkerek-saj, in prangetis, 2400 m s. m., 20 V 1978, № 320, I. Levichev, L. Krassovskaja.

А ф ф и н и т а s. A *G. minutiflora* Regel facil insertionis bulbillorum vegetativorum alveolata, minutie, floribus mangus, ovario sessili et glaucescentia differt.

Луковица 5—7 мм в диам., шаровидно-яйцевидная, покрыта светло-бурыми или коричневыми тонкокожистыми оболочками, с одиночной лу-

ковичкой. Луковичка ярко-светло-коричневая, ложковидная, поверхность прикрепления ячеисто-ямчатая. Стебель 4—6 (8) см выс., крепкий, разветвленный, зеленовато-сизый (как и все растение), выходит между луковичей и вегетативной луковичкой текущего года. Прикорневой лист одиночный, на треть превышает соцветие, 0.5—0.7 мм в диам., нитевидный, на срезе округло-треугольный. Стеблевые листья очередные, нижний превышает соцветие, широкоэллиптический, на верхушке быстро и длинно оттянутый, верхние уменьшающиеся, иногда с редкими ресничками. Стеблевое междоузлие обычно выражено (отсутствует лишь у вегетативно мощно развитых экземпляров). Цветки в 2—6 (10)-цветковом щитковидном соцветии, на коротких, до 15 мм дл., цветоножках, после отцветания вверх торчащие. Листочки околоцветника 6—8 мм дл., тупые, с внутренней стороны ярко-желтые, снаружи зеленовато-сизые, трехнервные, наружные 1.3—1.7 мм шир., ланцетные, внутренние 0.8—1.1 мм шир., линейные, по отцветании не смыкаются и околоцветник приобретает яйцевидно-бокаловидную форму с округло-расширенным основанием. Завязь овальная, сидячая. Коробочка на треть короче околоцветника, эллиптическая или обратно-яйцевидная, с углублением на верхушке, сидячая.

Распространен на мелкощербнистых и дресвяных открытых склонах, в массе по обочинам троп, у стоянок скота, ниже снежных надувов в среднем и верхнем поясах гор (1800—2800 м над ур. м.).

Т и п: Чаткальский хребет, Майдантальский участок Чаткальского заповедника, хребет Терекли, 2050 м над ур. м., 28 IV 1979, № 15, И. Левичев (LE, изотип TASH).

П а р а т и п ы: Чаткальский хребет, Баш-Кызыл-сайский участок Чаткальского заповедника, гора Сукокский Камень, 2350 м над ур. м., на месте снежника, 28 V 1976, № 154, Л. Красовская; Кураминский хребет, Лошкерек-сай, прангосники, 2400 м над ур. м., 20 V 1978, № 320, И. Левичев, Л. Красовская.

Р о д с т в о. От *G. minutiflora* Regel отличается ямчатой скульптурой поверхности прикрепления вегетативных луковичек, меньшими размерами, крупными цветками, сидячей завязью и сизостью.

Gagea caelestis Levichev sp. nov. (рис. 6). — Bulbus 5—8 mm in diam., globoso-ovoideus, tunicis tenuiter coriaceis atro-fuscis tectus, bulbillo solitario. Bulbillus atro-brunneus, cochlearis, facie insertionis alveolata. Caulis 7—13 (16) cm altus, tenuis, ramosus, ut tota planta viridis, prope basin viridulo-coeruleus, inter bulbum et bulbillum vegetativum anni currentis enatus. Folium radicale solitarium, inflorescentiam superans, 0.5—0.7 mm in diam., filiforme, sectione orbiculari-triangulari. Folia caulina alterna, inferum inflorescentia ad subduplo longius, anguste lanceolatum, superiora decrescentia, interdum sparse ciliata. Flores in inflorescentiam laxam 5—10-floram dispositi, pedicellis tenuibus flexibilibus magis 20 mm longis, post anthesin erecti. Perianthii phylla 6—8 mm longa, obtusa, interne lucide flava, externe viridia, trinervia, exteriora 1.2—1.8 mm lata, interioribus ad 1 mm breviora, lineari-elliptica, interiora 0.8—1 mm lata, linearia, apice rotundata, post anthesin conniventia, quam ob rem perianthium figuram anguste poculiformem basi orbicularem cuneiformem praebet. Ovarium oblongum, in stipitem angustatum. Capsula ad trientem perianthio brevior, oblongo-obovoidea, apice subsinuata, breviter stipitata.

Habitat in regione montana superiore (2400—2800 m s. m.).

Т у п у с: Jugum Czatkalense, area Basch-Kyzyl-sajense reservati Czatkalensis, mons Ak-Tasch, declive ad Sukok-saj, 2400 m s. m., 28 V 1976, № 122, I. Levichev (LE, isotypus TASH).

A f f i n i t a s. A *G. minutiflora* Regel facil insertionis bulbillorum vegetativorum alveolata, magnitudine, folio caulino primo inflorescentiam superante, caule basi viridulo-coeruleo necnon oecologia differt.

Луковица 5—8 мм в диам., шаровидно-яйцевидная, покрыта темно-бурыми тонкокожистыми оболочками, с одиночной луковичкой. Луковичка черно-коричневая, ложковидная, поверхность прикрепления ячеисто-

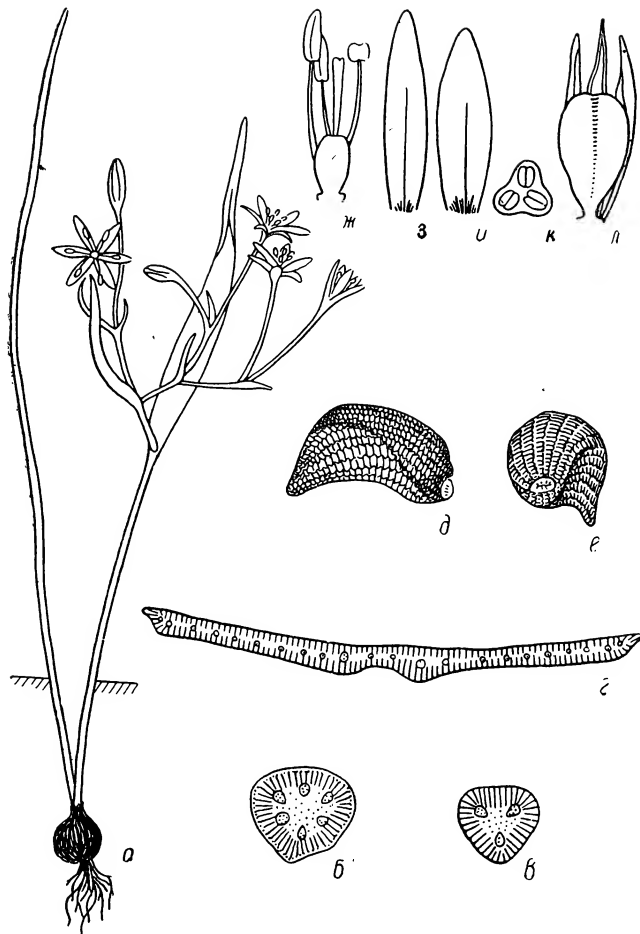


Рис. 6. *Gagea caelestis*.
Обозначения, как на рис. 3.

ямчатая. Стебель 7—13 (16) см выс., тонкий, разветвленный, зеленый (как и все растение), у поверхности почвы зеленовато-голубой, выходит между луковицей и вегетативной луковичкой текущего года. Прикорневой лист одиночный, превышает соцветие, 0.5—0.7 мм в диам., нитевидный, на срезе округло-треугольный. Стеблевые листья очередные, нижний превышает соцветие (иногда в 2 раза), узколанцетовидный, верхние уменьшающиеся, иногда с редкими ресничками. Цветки в рыхлом 5—10-цветковом соцветии, на тонких изгибистых цветоножках более 20 мм дл., после отцветания вверх торчащие. Листочки околоцветника 6—8 мм дл., тупые, с внутренней стороны ярко-желтые, снаружи зеленые, трехнервные, наружные 1.2—1.8 мм шир., на 1 мм короче внутренних, линейно-эллиптические, внутренние 0.8—1 мм шир., линейные, на верхушке закругленные, по отцветании смыкаются и околоцветник приобретает узкобокаловидную форму с округло-клиновидным основанием. Завязь продолговатая, сужается в ножку. Коробочка на треть короче околоцветника, продолговато-обратнойцевидная с небольшим углублением на верхушке, на короткой ножке.

Распространен в верхнем поясе гор (2400—2800 м над ур. м.).

Т и п: Чаткальский хребет, Баш-Кызыл-сайский участок Чаткальского заповедника, гора Ак-Таш, склон в Сукок-сай, 2400 м над ур. м., 28 V 1976, № 122, И. Левичев (LE, изотип TASH).

Р о д с т в о. От *G. minutiflora* Regel отличается ямчатой скульптурой поверхности прикрепления вегетативных луковичек, более крупными размерами, превышающим соцветие нижним стеблевым листом, зеленовато-голубым цветом стебля у поверхности почвы и экологией.

Распространение *G. minutiflora*, *G. glaucescens* и *G. caelestis* в западной оконечности Чаткальского хребта носит хорошо выраженный высотно-замещающий характер. Нижнегорную ступень занимает *G. minutiflora*, распространенная на мелкоземистых, даже глинистых почвах предгорий и нижней части гор. В отдельных случаях этот вид поднимается до верхней границы лесного пояса, в особенности по выходам известняковых пород. *G. glaucescens* занимает среднегорное положение, предпочитая открытые склоны с дресвяной и мелкощепнистой почвой у верхней границы древесной растительности и в субальпийском поясе, образуя даже весеннюю синузию в ревенниках и густые сизые лужайки вблизи снежников, вдоль троп и на местах летних стоянок скота. При совместном произрастании *G. minutiflora* и *G. glaucescens* хорошо заметна разница в биологии этих видов. *G. glaucescens* как более высокогорный вид начинает развитие раньше и проходит вегетацию быстрее, чем *G. minutiflora*. Это позволяет одновременно собрать эти растения в разных фазах развития в одном и том же месте, например сборы Г. П. Сумневича из бассейна р. Ангрен, окрестности с. Аблык, 19 III 1944, № 4, № 16 и 20 III 1944, № 57 (TASH).

G. caelestis занимает верхнюю ступень этого высотного ряда, но встречается редко, растения собраны автором лишь в двух точках: на вершинах Ак-Таш и Большой Курган-Таш (бассейн Баш-Кызыл-сай). Идентифицирован этот вид и по гербарным материалам: Чаткальский хр., гора Чимган, 8 VII 1920, П. Васильев (ТАК); Чаткальский хр., верховье р. Нурек-ата, 17 VII 1936, Е. Короткова и В. Титов (TASH); горы Каржан-тау, альпийские лужайки, 27 VII 1922, О. Симонова (ТАК); Пскемский хр., в окрестностях оз. Махбалкуль, на осыпах, 15 VI 1921, П. Баранов (ТАК) и 22 VI 1922, А. Уранов (ТАК). Ареал вида весьма невелик и охватывает высокогорья западной оконечности Чаткальского хребта, гор Каржантау, а также Угамского и Пскемского хребтов.

Ареал *G. glaucescens* несколько смещен к югу и охватывает Ангренское плато, западную часть Чаткальского и весь Кураминский хребты.

Несколько шире очерчивается ареал *G. minutiflora*, окаймляющий западные предгорья Западного Тянь-Шаня от гор Каратау до Кураминского хребта.

Ареал *G. pseudominutiflora* наиболее обширен. Он охватывает Западный Тянь-Шань и западную часть Памиро-Алая. Этот вид известен из восточной оконечности гор Каратау и прилегающих к нему отрогов Таласского Алатау: горы Каратау, урочище Узак-уя, 1 VI 1935, А. Пятаева (ТАК); предгорья Таласского Алатау (Чимкентский уезд), 30 II 1906, В. Юферев (ТАК); горы Джебаглы-су, Талды-Булак-сай, близ тающего снега, 28 V 1927, Е. Мокеева и И. Линчевский (ТАК), а также собирался в районе оз. Сары-Челек (Чаткальский хр.), на перевале Аман-Кутан (Туркестанский хр.), на хребте Кетмень-Чапты (Байсунские горы), в бассейне р. Игри-су (юго-западная часть Гиссарского хребта).

Следует отметить, что в местах контактов *G. minutiflora* и *G. pseudominutiflora*, *G. minutiflora* и *G. glaucescens*, *G. glaucescens* и *G. caelestis* встречаются экземпляры, совмещающие морфологические признаки этих пар, что можно объяснить гибридизацией. Форма нижнего стеблевого листа, всегда проявляющая заметную вариабельность в любых популяциях, в этих случаях наиболее неустойчива. Однако комплекс других признаков позволяет отдать предпочтение при диагностике тому или иному виду. Зоны интеграции этих видов весьма незначительны по протяженности и носят локальный характер. У каждого, морфологически выделяемого вида очерчивается собственный ареал с характерными экологическими особенностями, что позволяет считать их самостоятельными видами очень близкого родства.

Введенский А. И. (1941). Сем. *Liliaceae*. В кн.: Флора Узбекистана, 1. Ташкент, Изд. Узб. фил. АН СССР. — Введенский А. И. (1963). Сем. *Liliaceae*. В кн.: Флора Таджикской ССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Введенский А. И. (1971). Род *Gagea*. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 2. Ташкент, Фан. — Голоскоков В. П. (1958). Род *Gagea*. В кн.: Флора Казахстана, 2. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Гроссгейм А. А. (1935). Род *Gagea*. В кн.: Флора СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Павлов В. Н. (1971). Обзор видов рода *Gagea* Salisb. Западного Тянь-Шаня. Нов. сист. высш. раст., 7. — Регель Э. Л. (1876). Туркестанская флора. . . Тетрадь I. СПб. Изв. Общ. любит. естествозн., антроп., этногр., 21, 2. — Цагалова В. Г. (1969). Сем. *Liliaceae*. В кн.: Иллюстрированный определитель растений Казахстана, 1. Алма-Ата, Наука. — Regel E. (1875). Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum. III. Acta Horti Petropol., 3, 2.

С. Паркент, Ташкентской обл.,
Чаткальский горно-лесной
государственный заповедник.

Получено 7 V 1981.

Полн.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7

Т. А. Парибок, Г. Д. Леина, Н. А. Сазыкина,
В. Н. Топорский, Т. И. Николаева, Т. Б. Дьякова

НАКОПЛЕНИЕ СВИНЦА В ГОРОДСКИХ РАСТЕНИЯХ

T. A. PARIBOK, G. D. LEINA, N. A. SAZYKINA,
V. N. TOPORSKY, T. I. NIKOLAEVA, T. B. DJAKOVA.
LEAD ACCUMULATION BY URBAN PLANTS

Исследовано содержание свинца у 16 видов растений (травы, кустарники, листопадные и вечнозеленые деревья) из различных городских местообитаний в сравнении с загородными. Выделен четкий экологический ряд по возрастающему содержанию свинца в листьях растений: загородный парк < парк в жилом районе города < парк в промышленном районе < уличная посадка в промышленном районе города. Обнаружены видовые различия в накоплении свинца растениями; выявлены изменения в содержании свинца в связи с возрастом хвой и побегов у хвойных, а также в ходе вегетации растений.

Исследования накопления химических элементов-загрязнителей в растениях составляют важное звено в природоохранной деятельности. Они необходимы для выявления изменений в круговороте веществ в экосистемах при антропогенных воздействиях, для применения растений как биологических индикаторов состояния окружающей среды, при использовании растений для очистки загрязненного воздуха (фильтрующая роль растительности).

Особое место среди химических элементов-загрязнителей занимает свинец, главным источником которого в городах служат выхлопные газы автомобильного транспорта. Повсеместное загрязнение природной среды свинцом и большая токсичность этого тяжелого металла для биоты вызвали многочисленные исследования специалистов самых различных профилей. Ботанический аспект подобных исследований включает изучение содержания свинца у растений разных видов и жизненных форм в городах (Smith, 1972; Hampp, 1973; Majerus, Denaeyer-de Smet, 1974; Ward et al., 1974; Grodzińska, Kaźmierczakowa, 1977; Czarnowska, Konecka-Betley, 1977, и др.) и вдоль автомобильных дорог (Hopkinson et al., 1972; Haney et al., 1974; Ward et al., 1975; Horak et al., 1976; Smith, 1976; Бериня и др., 1978; Берзиня, 1980, и др.), влияния этого тяжелого металла на популяции и растительность (Briggs, 1972, 1976; Cannon, 1976; Wu, Antonovics, 1976; Zimdahl, 1976, и др.).

Загрязнение свинцом, создаваемое автомобильным транспортом в почвах и воздухе, может быть столь значительным, что приводит к формированию особых устойчивых к свинцу популяций растений (Briggs, 1972, 1976; Wu, Antonovics, 1976). Их изучение представляет большой интерес при решении теоретических вопросов микроэволюции.

Исследование содержаний свинца в растениях имеет и прикладное значение, так как позволяет по его накоплению оценить качество природной среды в отношении этого фактора — метод биоиндикаторов (Hampp, 1973; Denaeyer-de Smet, 1975; Brüggemann, Boehncke, 1975; Берзиня, 1980, и др.).

Содержание свинца в растениях крупных европейских и американских городов усиленно изучается особенно последние 10 лет (Goodman, Roberts, 1971; Smith, 1972; Hampp, 1973; Czarnowska, 1974, и др.). В нашей стране такие исследования до недавнего времени не проводились. В последние годы появились некоторые данные для растений Киева и Днепропетровска (Левон, Ковальчук, 1977; Илькун, Маховская, 1978).

В задачу настоящей работы входило определить содержание свинца в травянистых растениях, кустарниках, листопадных и вечнозеленых деревьях парков и других зеленых насаждений Ленинграда и его пригородов, выяснить видовые особенности растений в накоплении свинца и изменения его количества в ходе вегетации. Предварительные результаты исследования тяжелых металлов в городских растениях опубликованы ранее (Парибок и др., 1978).

Материалы и методика

Определения свинца в растениях были выполнены в двух сериях анализов. В каждой серии содержания свинца в растениях из городских местообитаний сравнивались с таковыми в растениях из контрольных загородных парков, которые были приняты за фоновые.

Объектами исследования служили: хвойные деревья — ель обыкновенная *Picea abies* (L.) Karst., ель колючая *P. pungens* Engelm., сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. и туя западная *Thuja occidentalis* L.; листопадные деревья — липа сердцевидная *Tilia cordata* Mill., береза пушистая *Betula pubescens* Ehrh., клен остролистный *Acer platanoides* L., дуб черешчатый *Quercus robur* L., вяз гладкий *Ulmus laevis* Pall., тополь берлинский *Populus berolinensis* (C. Koch) Dipp.; кустарники — карагана древовидная *Caragana arborescens* Lam., сирень венгерская *Syringa josikaea* Jacq. fil., кизильник блестящий *Cotoneaster lucidus* Schlecht.; травянистые растения — одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale* Wigg., клевер ползучий *Trifolium repens* L., ежа сборная *Dactylis glomerata* L.

В первой серии определений свинца (табл. 1) растения для анализов были выбраны в загородном (контрольном) парке (К) в 43 км от города и в городском парке в промышленном районе города (Г). Все пробы отбирали в первую неделю сентября. Во второй серии определений (табл. 2) растения были выбраны в следующих местообитаниях: I — загородный (контрольный) парк в 32 км от города; II — парк в жилом районе города; III — парк в промышленном районе города; IV — уличная посадка

ТАБЛИЦА 1

Содержание свинца в листьях (хвое) растений
в загородном контрольном (К) и городском (Г) парках

Жизненная форма	Вид	Зола, % от абс. сух. вещ.		Содержание свинца			
		К	Г	мкг/г золы		мкг/г сух. вещ.	
				К	Г	К	Г
Кустарники	<i>Caragana arborescens</i>	12.1	13.0	16	130	1.94	16.9
	<i>Syringa josikaea</i>	10.3	10.0	21	130	2.16	13.0
	<i>Cotoneaster lucidus</i>	9.6	9.6	28	100	2.69	9.6
Деревья							
	<i>Tilia cordata</i>	9.9	9.7	26	180	2.57	17.5
	<i>Acer platanoides</i>	8.0	8.4	24	160	1.92	13.4
листопад- ные	<i>Quercus robur</i>	5.3	6.6	25	170	1.33	11.2
хвойные	<i>Thuja occidentalis</i>	6.3	6.3	38	200	2.39	12.6
	<i>Picea abies</i> *	3.7	4.7	21	130	0.77	6.11
		4.5	5.9	31	380	1.39	22.4

* Первая строка — хвоя однолетняя, вторая — двухлетняя.

ТАБЛИЦА 2

Содержание свинца в листьях растений в загородном парке (I), городских парках (II, III) и уличной посадке (IV)

Жизненная форма	Вид	Месяц сбора проб	Содержание свинца							
			мкг/г золы				мкг/г сух. вещ.			
			I	II	III	IV	I	II	III	IV
Листопадные деревья	<i>Tilia cordata</i>	VI	12	21	96	140	0.67	1.16	6.34	8.96
		IX	27	48	200	280	1.70	3.79	20.6	28.8
	<i>Betula pubescens</i>	VI	24	28	95	110	1.10	1.18	4.66	5.83
		IX	45	55	230	320	2.52	3.19	16.8	25.9
	<i>Acer platanoides</i>	VI	11	19	81	80	0.54	1.01	4.70	5.28
		IX	26	39	190	200	1.59	3.39	15.6	19.4
	<i>Ulmus laevis</i>	VI	— *	20	80	110	— *	1.28	7.92	9.68
		IX	—	31	150	160	—	3.22	19.1	19.2
	<i>Populus berolinensis</i>	VI	—	14	74	71	—	1.16	7.40	7.53
		IX	—	20	100	110	—	2.44	16.2	16.9
Кустарники	<i>Caragana arborescens</i>	VI	7.5	16	36	49	0.63	1.34	3.10	4.41
		IX	20	42	150	180	2.14	4.96	17.9	26.2
	<i>Syringa josikaea</i>	VI	—	17	78	64	—	0.88	4.52	4.22
		IX	—	31	160	150	—	2.79	14.2	14.7
	<i>Cotoneaster lucidus</i>	VI	13	22	65	78	0.87	1.43	4.42	4.84
Травянистые		IX	23	41	120	160	2.21	3.53	11.5	14.2
	<i>Taraxacum officinale</i>	VI	8.6	16	30	29	1.04	1.82	3.72	3.65
	<i>Trifolium repens</i>	VI	7.4	12	20	19	0.68	1.01	1.84	1.96
	<i>Dactylis glomerata</i>	VI	6.8	9	21	19	0.63	0.83	1.91	1.73

* Вид в данном местообитании не представлен.

в промышленном районе; V — уличная посадка в жилом районе. Пробы хвойных были отобраны в середине марта, в середине июня и в первую неделю сентября; пробы листьев кустарников и листопадных деревьев — одновременно с хвойными в июне и сентябре; травянистые растения были собраны в июне.

Как правило, растения в парках выбирали в центральной части, удаленной от уличных магистралей, чтобы избежать непосредственного влияния выхлопных газов автотранспорта. Среднюю пробу для кустарников и деревьев отбирали с 5—15 экземпляров растений. С каждого дерева срезали по 3—4 ветки длиной 25—35 см из нижней трети кроны, обходя дерево вокруг. Возраст деревьев 25—30 лет. Травянистые растения собирали на тех же газонах, где росли деревья и кустарники, по нескольку десятков экземпляров. Содержание свинца определяли в листьях (без черешков), а также в хвое и побегах хвойных. Растительный материал не мыли, но сборам в летне-осенний период предшествовали дождливые дни. Средняя проба для каждого вида составляла не менее 50 г воздушно-сухого материала.

Содержание золы и свинца определяли в параллельных навесках по 10—15 г сухого материала; озоление проводили при 450°. Зола растений после тщательного растирания в агатовой ступке набивали в количестве 1.5—2 г в алюминиевые кюветы. Содержание свинца в золе определяли рентгеноспектральным флуоресцентным методом, разработанным в лаборатории физических методов анализа Всесоюзного научно-исследовательского геологического института (ВСЕГЕИ). Определения проводились на отечественном спектрометре ФРС-2.

Для повышения чувствительности метода кристаллы-анализаторы кварца [1010] были заменены более светосильными и обладающими лучшей разрешающей способностью кристаллами [1011]. Первичный пучок рентгеновских лучей, источником которых служила рентгеновская трубка 5БХВ6-Мо, фильтровался пластинкой из алюминия толщиной 0.5 мм. Режим работы трубки: $V=50$ кВ, $I=60$ мА. Анализ выполняли способом

стандарта-фона с использованием в качестве внутреннего стандарта некогерентно рассеянных K_{α} -линий молибденового анода рентгеновской трубки. Воспроизводимость и точность метода составляли 3—5%. Предел обнаружения свинца — 5 мкг/г золы.

Данные определений свинца этим методом были проверены на рентгено-спектральном анализаторе VRA-2 фирмы Karl Zeiss в Институте геологии и геохронологии докембрия АН СССР. Оба метода дали весьма близкие результаты.

Результаты и обсуждение

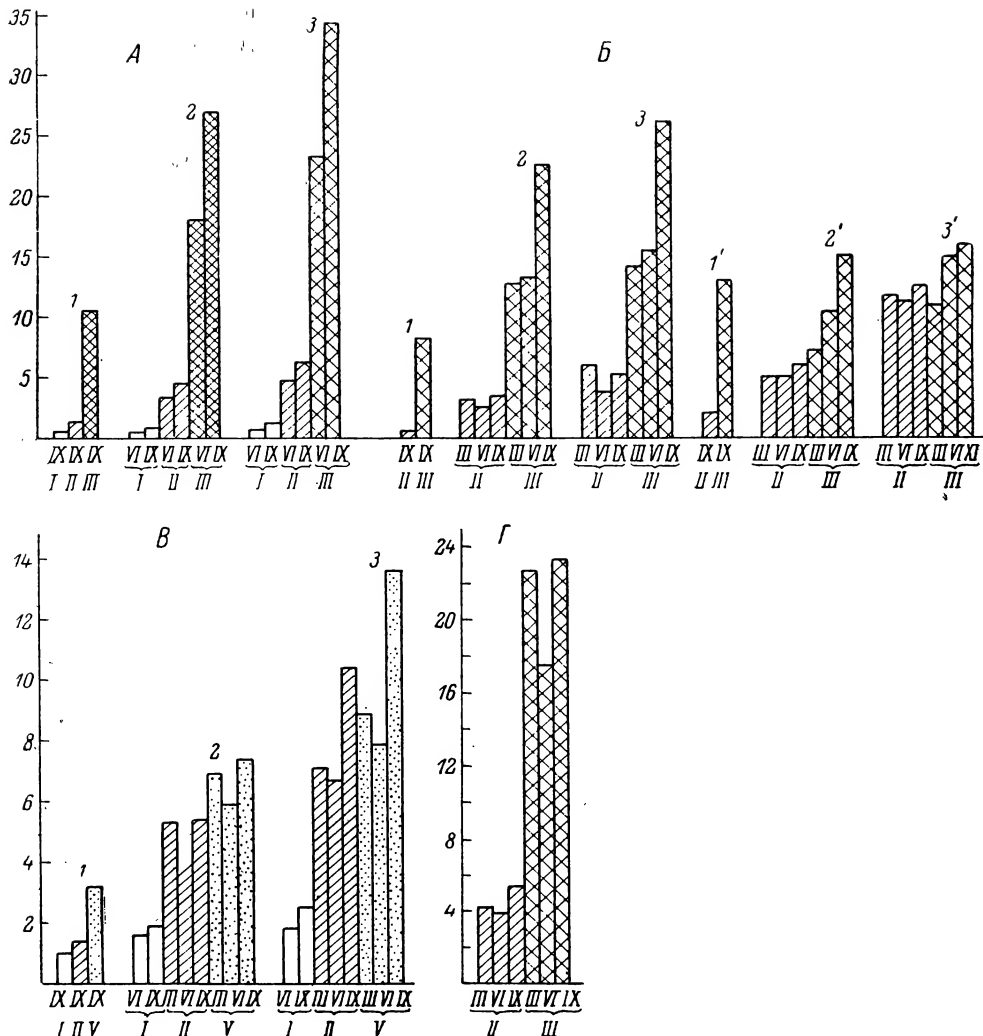
В первой серии определений (табл. 1) содержание свинца у всех видов растений как в золе, так и в сухом веществе листьев в городском парке (Г) было выше, чем в контрольном загородном (К): у кустарников в среднем в 6.1 раза, у листопадных деревьев — в 7.5 раза, у хвойных — в 9.7 при расчете свинца на сухое вещество. В городском парке среди кустарников и листопадных деревьев много свинца в сухом веществе накапливали карагана древовидная и липа сердцевидная и мало кизильник блестящий и дуб черешчатый. Самое большое содержание свинца обнаружено в двухлетней хвое ели обыкновенной.

Можно отметить также, что ель обыкновенная в городском парке была представлена угнетенными деревьями, росшими в условиях затенения. Такие же экземпляры ели для сравнения с городскими отбирались и в контрольном загородном парке. Кроме того, были взяты пробы с деревьев на открытой поляне загородного парка. Оказалось, что содержание свинца у ели на поляне составляло: в однолетней хвое 30 мкг/г золы и 1.32 мкг/г сухого вещества; в двухлетней — 45 и 2.30 мкг/г соответственно, что в 1.7 раза больше, чем в хвое затененных и угнетенных деревьев того же парка. Этот результат показывает, что в условиях, благоприятствующих росту растений, увеличивается поступление свинца из почвы.

Результаты второй серии определений свинца представлены в табл. 2, а для хвойных деревьев — на рисунке. Содержание свинца в золе и сухом веществе листьев разных растений увеличивалось в ряду: загородный парк I < городской парк II < парк в промышленном районе города III < уличная посадка IV (табл. 2). Так, например, накопление свинца в сухом веществе листьев липы сердцевидной, березы пушистой и клена остролистного в условиях города в сентябре в сравнении с таковым в контрольном загородном парке в среднем выше: в парке II — в 1.9, в парке III — в 9.5, в уличной посадке IV — в 13 раз. В листьях караганы древовидной оно увеличено: в II — в 2.3, в III — в 8.4, в IV — в 12.2 раза, в листьях кизильника блестящего — в 1.6, 5.2 и 6.4 раза соответственно.

У всех исследованных кустарников и деревьев во всех местообитаниях как в городе, так и за городом содержание свинца возрастало от июня к сентябрю, что свидетельствует о постепенном накоплении его в ходе вегетации. Такая же закономерность выявлена для некоторых травянистых и листопадных древесных растений и другими исследователями (Rains, 1971; Burkhardt, 1972; Horak et al., 1976; Cannon, 1976, и др.).

Обнаружены видовые различия в содержании свинца. Так, среди листопадных деревьев в загородном парке I больше свинца и в золе и в сухом веществе накапливала береза пушистая (в сентябре 45 мкг/г золы и 2.52 мкг/г сухого вещества), превосходя остальные растения. В городских местообитаниях большим накоплением свинца выделялась липа сердцевидная. По содержанию свинца в сухом веществе листьев в среднем по всем городским местообитаниям в сентябре листопадные деревья располагались в следующий нисходящий ряд: липа сердцевидная (17.7 мкг/г) > береза пушистая (15.3) > вяз гладкий (13.8) > клен остролистный (12.8) > тополь берлинский (11.8). Среди кустарников много свинца в городе накапливала карагана древовидная (в среднем 16.4 мкг/г сух. вещ.) и мало кизильник блестящий (в среднем 9.74 мкг/г).



Содержание свинца в хвое и побегах хвойных деревьев.

По оси ординат: содержание свинца (мкг/г сух. вещ.). Под столбиками в верхней строчке: III, VI, IX — месяцы сбора проб; в нижней — I, II, III, V — местообитания. А — *Picea abies*, Б — *P. pungens*, В — *Pinus sylvestris*, Г — *Thuja occidentalis*. 1, 2, 3 — хвоя одно-, двух-, трехлетняя соответственно; 1', 2', 3' — побеги одно-, двух-, трехлетние.

Среди травянистых растений одуванчик лекарственный выделялся повышенным содержанием свинца по сравнению с клевером ползучим и ежей сборной (табл. 2).

Содержание свинца в хвойных деревьях показано на рисунке. У ели обыкновенной накопление свинца четко увеличивалось в экологическом ряду: загородный парк I < парк в жилом районе II < парк в промышленном районе III (см. рисунок, А). Наибольшие различия в содержании свинца между исследованными местообитаниями отмечены в двухлетней хвое ели обыкновенной в сентябре. Так, накопление свинца по сравнению с загородным парком I было выше в парке II более чем в 6 раз, а в парке III почти в 40 раз (см. рисунок, А). Сосна обыкновенная в уличной посадке V накапливала больше свинца, чем в парке II (см. рисунок, В).

У обоих видов ели и у сосны во всех местообитаниях содержание свинца в хвое увеличивалось с возрастом. Это отмечали для видов хвойных и другие исследователи (Cannon, 1976; Heichel, Hankin, 1976; Mańkowska, 1977, и др.). Для побегов разного возраста ели колючей такая закономерность выражена менее отчетливо (см. рисунок, Б). В однолет-

нем побеге содержание свинца больше, чем в однолетней хвое. Что касается двух- и трехлетних побегов, то результат зависел от местообитания. В парке жилого района II содержание свинца в двух- и трехлетних побегах было больше, чем в двух- и трехлетней хвое, а в парке промышленного района III, наоборот, накопление свинца в хвое этого возраста превышало таковое в соответствующих побегах. Преимущественное накопление свинца в побегах в сравнении с хвоей, отмеченное в парке II, отражает закономерность, выявленную для некоторых других видов хвойных в естественных местообитаниях (Cannon, 1976, и др.). Большее накопление свинца в хвое по сравнению с побегами в парке III скорее всего объясняется поверхностным отложением соединений свинца из воздуха в этом загрязненном местообитании.

Содержание свинца у хвойных деревьев с конца зимы до начала осени менялось следующим образом. У туи западной, у сосны обыкновенной в двух- и трехлетних хвое и побегах, у ели колючей в хвое и побегах (кроме парка III) содержание свинца снижалось от марта к июню (см. рисунок). Это вызвано значительным уменьшением зольности хвои и побегов, связанным с началом весеннего роста и оттоком минеральных элементов из более старых в молодые растущие части. В парке промышленного района III эта закономерность не выявляется, хотя содержание золы в двух- и трехлетних хвое и побегах в июне тоже было ниже, чем в марте. Такой результат, видимо, связан с возрастающим к лету атмосферным загрязнением свинцом. Иными словами, отложение соединений свинца из воздуха маскировало ход обычных сезонных изменений в содержании этого металла. Это же было отмечено для *Pinus strobus* в защитной лесополосе вдоль автотрассы (Heichel, Hankin, 1976).

У всех четырех видов хвойных во всех местообитаниях как в хвое, так и в побегах содержание свинца от июня к сентябрю увеличивалось. Такая закономерность для некоторых видов хвойных деревьев выявлена и в чистых, и в загрязненных местообитаниях (Cannon, 1976; Maikowska, 1977, и др.).

При сравнении содержания свинца в отдельных видах из одного и того же местообитания (парк II) можно видеть, что в хвое сосны обыкновенной больше свинца, чем в хвое обоих видов ели, а в ели обыкновенной больше, чем в ели колючей (парки II и III).

При обработке древесных растений в камере выхлопными газами сосна обыкновенная накапливала в несколько раз больше свинца, чем ель обыкновенная (Dässler, 1976).

Используя данные табл. 1 и 2, мы сравнили содержание золы и свинца в сентябре в листьях и однолетней хвое у растений из различных городских местообитаний (табл. 3). Можно отметить, что в листьях кустарников и деревьев накапливалось больше свинца, чем в однолетней хвое, особенно при расчете на сухое вещество, что связано с малым содержанием золы у хвойных.

ТАБЛИЦА 3
Среднее содержание свинца в листьях (хвое)
растений из городских местообитаний

Растения	Число видов (проб)	Зола, % от абс. сух. вещ.	Свинец	
			мкг/г золы	мкг/г сух. вещ.
Кустарники	3 (12)	10.8	117	12.6
Деревья				
листопадные	6 (18)	9.1	155	14.1
хвойные	3 (6)	3.89	109	4.24

Итак, накопление свинца в растениях из различных местообитаний четко возрастает с увеличением транспортно-промышленных влияний.

Наши анализы показали, что любой из взятых нами видов обнаруживает в городе повышенное содержание свинца, т. е. может служить целям биоиндикации загрязнения городской среды этим тяжелым металлом. Для оценки загрязнения в зимний период можно использовать однолетнюю хвою ели. В летний период особенно пригодна для этого липа сердцевидная, которая накапливает много свинца и широко представлена в различных насаждениях и в городе, и в пригороде.

Мы определили содержание свинца в листьях липы сердцевидной как индикаторного растения в уличных посадках и в парках из разных районов города. В зависимости от интенсивности автомобильного движения оно в конце лета составляло в уличных посадках от 6.6 до 30, а в парках — от 3.8 до 20 мкг/г сух. вещ.

Сравнивая содержание свинца в растениях Ленинграда с данными для растений других городов, можно отметить, что оно примерно такое же, как в Киеве (Илькун, Маховская, 1978), и значительно меньшее, чем в листьях древесных растений из уличных посадок и парков крупных американских и европейских городов (Smith, 1972; Hampp, 1973; Majerus, Denaeyer-de Smet, 1974; Delcarte et al., 1976, и др.).

В условиях города источником свинца для растений служит как почва, так и загрязненный свинцом воздух.

По нашим определениям, содержание свинца в верхнем горизонте почв в загородных и городских парках составило: загородный парк и городской парк — 47 и 136 мкг/кг почвы соответственно, загородный парк I — 50, парк II — 92, парк III — 140 и уличная посадка IV — 210 мкг/кг. Таким образом, городские почвы отличались повышенным содержанием свинца, что объясняется загрязнением их выхлопными газами автомобильного транспорта.

Увеличение содержания свинца в городских растениях по сравнению с загородными, видимо, связано с большим поступлением свинца из почвы. Об этом свидетельствует вегетационный опыт (Horak, 1979), в котором поступление свинца в надземную часть растений из загрязненных автомобильным транспортом почв было более интенсивным, чем из незагрязненных. Кроме того, в опытах с меченым Pb^{210} было показано, что свинец, осаждающийся из воздуха на почву, усваивается корнями растений и транспортируется в надземную часть (Eckhardt, Stoffler, 1979).

При накоплении свинца растениями из загрязненного воздуха содержащие свинец соединения, оседая на листья и другие части растений, частично остаются на них в виде поверхностных отложений, смываемых в той или иной степени атмосферными осадками, частично проникают внутрь тканей (Zimdahl, 1976). Отложение и удерживание свинца на листьях зависят от характера поверхности листа и его морфологических особенностей. Сложные, опушенные и структурированные листья накапливают больше свинца, чем простые, узкие, гладкие, с восковым налетом (Burkhart, 1972; Horak, Huber, 1974; Wedding et al., 1977, и др.).

По нашим определениям, среди видов кустарников больше всего свинца в городе накапливала карагана древовидная, а меньше всего — кизильник блестящий. В городском парке у караганы обнаружено 16.9 мкг свинца в 1 г сух. вещ. листьев, что в 8.7 раза больше, чем за городом, а у кизильника — 9.6 мкг/г, что лишь в 3.6 раза больше (табл. 1). В уличной посадке у караганы найдено 26.2 мкг/г, что в 12.2 раза больше, чем за городом, а у кизильника — 14.2 мкг/г, что в 6.4 раза больше (табл. 2). Эти различия в накоплении свинца можно связать с особенностями строения листьев данных видов. У караганы лист сложный и опушенный, у кизильника — простой, гладкий с восковым налетом.

Среди листопадных деревьев в конце вегетационного сезона, в сентябре, больше всего свинца накапливала в городе липа сердцевидная — в среднем по всем местонахождениям 17.6 мкг/г сух. вещ. (табл. 1 и 2). Такой результат связан с повышенной способностью листьев этого вида сорбировать соединения свинца из воздуха. При обработке различных видов

древесных в камере выхлопными газами липа по сравнению с другими листопадными деревьями выделялась быстрым и значительным накоплением свинца (Dässler, 1976). В контрольном, фоновом, парке самое большое содержание свинца в сентябре обнаружено в листьях березы пушистой — 2.52 мкг/г сух. вещ. (табл. 2). В листьях другого вида — березы бородавчатой *B. pendula* Roth — в другом фоновом местообитании мы также нашли повышенное в сравнении с некоторыми деревьями и кустарниками содержание свинца — около 3 мкг/г. По данным биогеохимических исследований в США и Канаде (Millman, 1957; Cannon, 1976), виды *Betula* — лучшие концентраторы свинца по сравнению с некоторыми другими распространенными видами древесных растений.

В условиях города береза пушистая накапливала свинца немного меньше, чем липа (в среднем по городским местообитаниям в сентябре 15.3 мкг/г). По-видимому, виды березы отличаются повышенной способностью аккумулировать свинец как из почвы, так и из воздуха. При обработке выхлопными газами береза накапливала больше свинца, чем клен, дуб, бук и ель, уступая в этом липе (Dässler, 1976).

Итак, полученные нами результаты обнаружили определенные видовые различия в накоплении свинца растениями; они могут быть полезными для оценки фильтрующей роли растений при очистке загрязненного воздуха зелеными насаждениями и для использования растений как биологических индикаторов состояния природной среды.

Авторы приносят искреннюю благодарность научному сотруднику Института геологии и геохронологии докембрия АН СССР И. Н. Крылову за проверку некоторых результатов анализов.

ЛИТЕРАТУРА

- Берзиня А. Я. (1980). Загрязнение металлами растений в придорожных зонах автомагистралей. В кн.: Загрязнение природной среды выбросами автотранспорта. Рига, Зинатне. — Бериня Д. Ж., Берзиня А. Я., Карелина Л. В., Пормале В. А. (1978). Загрязнение свинцом и другими металлами почв и растений придорожной зоны. Тез. докл. VIII Всес. конф. «Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине». Ивано-Франковск, 1. — Илюкун Г. М., Маховская М. О. (1978). Очищение воздуха от соединений свинца растениями. Укр. бот. ж., 35, 3. — Левон Ф. А., Ковальчук Ю. Г. (1977). Изучение накопления свинца в листьях некоторых древесных и кустарниковых пород в местах интенсивного движения автотранспорта на городских улицах. В кн.: Антропо-толерантность наземных биоценозов и прикладная экология. Таллин. — Парик Т. А., Леина Г. Д., Троицкая Е. А., Тэмп Г. А., Хохлов В. В. (1978). Накопление металлов в растениях урбанизированной среды. Тез. докл. VIII Всес. конф. «Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине». Ивано-Франковск, 1. — Briggs D. (1972). Population differentiation in *Marchantia polymorpha* L. in various lead pollution levels. Nature, 238, 5360. — Briggs D. (1976). Genecological studies of lead tolerance in groundsel (*Senecio vulgaris* L.). New Phytol., 77, 1. — Brüggemann J., Boehncke E. (1975). Blei-, Natrium- und Zinkkonzentrationen in Koniferennadeln als Indikator verkehrsbedingter Umweltverschmutzung. Wien. Tierarztl. Monatsschr., 62, 6—8. — Burkhardt F. (1972). Der Bleigehalt von Pflanzen verkehrsnaher Standorte in Abhängigkeit von der Vegetationsperiode. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 85, 5—6. — Cannon H. L. (1976). Lead in vegetation. Geol. Surv. Prof. Pap., 957, 53. — Czarnowska K. (1974). The accumulation of heavy metals in soils and plants in Warsaw area (exemplified by grasses and mosses). Polish J. Soil Sci., 7, 2. — Czarnowska K., Konecka-Betley K. (1977). Wpływ zanieczyszczeń atmosfery na właściwości gleb i akumulacje metali ciężkich w glebach i roślinach na terenie warszawy. Czw. i srodow., 1, 4. — Dässler von H.-G. (1976). Die Bleibelastung der Vegetation durch Autoabgase. Freiburg. Forschungsh. C., 317. — Delcarte E., Remion C., Stenbock K., Impens R. (1976). Recherche des causes de mortalité des arbres en milieux urbains. Mém. Soc. roy. bot. Belg., 7, 59. — Denaeayer-de Smet S. (1975). Études écologiques de l'écosystème bruxellois. Contribution n° 7. Utilisation de bioindicateurs expérimentaux dans l'étude de l'environnement urbain. Bul. Soc. roy. bot. Belg., 108, 1. — Eckhardt H., Stöffler G. (1979). Atmospheric lead pollution of grass grown in a background area in Denmark. Nature, 280, 5721. — Goodman G. T., Roberts T. M. (1971). Plants and soils as indicators of metals in the air. Nature, 231, 5301. — Grodzińska K., Kaźmierczakowa R. (1977). Heavy metal content in the plants of Cracow parks. Bul. Acad. Pol. sci., ser. sci.

biol., 25, 4. — H a m p p R. (1973). Bleigehalt von Blattspreiten (*Acer platanoides*) als Indikator für die verkehrsubhangige Bleibelastung in Stadtgebiet von München. Ber. Bayer. Bot. Ges., 44, 211. — H a n e y A., C a r l s o n J. A., R o l f e G. L. (1974). Lead contamination of soils and plants along highway gradients in east central Illinois. Trans. Il. St. Acad. Sci., 67, 3. — H e i c h e l G. H., H a n k i n L. (1976). Roadside coniferous windbreaks as sinks for vehicular lead emissions. J. Air Pollut. Contr. Assoc., 26, 8. — H o p k i n s o n J. M., W i l s o n R. H., S m i t h B. N. (1972). Lead levels in plants. Naturwis., 59, 9. — H o r a k O. (1979). Untersuchungen zur Bleiaufnahme der Pflanze. Bodenkultur, 30, 2. — H o r a k O., H u b e r I. (1974). Verunreinigung von Pflanzen und Boden durch Bleirückstände. Bodenkultur, 25, 1. — H o r a k O., R e b l e r R., S c h m i d t J. (1976). Bleirückstände in Pflanzen und Boden entlang österreichischer Autotrassen. Bodenkultur, 27, 4. — M a j e r u s P., D e n a e y e r - d e S m e t S. (1974). L'analyse foliaire de métaux lourds en tant qu'indicateur de pollution urbaine. Mém. Soc. roy. bot. Belg., 6, 71. — M a ñ k o v s k a B. (1977). The content of Pb, Cd and Cl in forest trees caused by the traffic of motor vehicles. Biologia (CSSR), 32, 7. — M i l l m a n A. P. (1957). Biochemical investigations in areas of copper-tin mineralization in south-west England. Geochim. Cosmochim. Acta, 12, 1—2. — R a i n s D. W. (1971). Lead accumulation by wild oats (*Avena fatua*) in a contaminated area. Nature, 233, 5316. — S m i t h W. H. (1972). Lead and mercury burden on urban woody plants. Science, 176, 1237. — S m i t h W. H. (1976). Lead contamination of the roadside ecosystem. J. Air Pollut. Contr. Assoc., 26, 8. — W a r d N. I., B r o o k s R. R., R e e v e r s R. D. (1974). Effects of lead from motor-vehicle exhausts on trees along a major thoroughfare in Palmerston North. New Zealand. Environ. Pollut., 6, 2. — W a r d N. I., R e e v e r s R. D., B r o o k s R. R. (1975). Lead in soil and vegetation along a New Zealand state highway with low traffic volume. Environ. Pollut., 9, 4. — W e d d i n g J. B., C a r l s o n R. W., S t u k e l J. J., B a z z a z F. A. (1977). Aerosol deposition on plant leaves. Water, Air and Soil Pollut., 7, 4. — W u L., A n t o n o v i c s J. (1976). Experimental ecological genetics in *Plantago* II. Lead tolerance in *Plantago lanceolata* and *Cynodon dactylon* from roadside. Ecology, 57, 1. — Z i m d a h l R. L. (1976). Entry and movement in vegetation of lead derived from air and soil sources. J. Air Pollut. Contr. Assoc., 26, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт,
Ленинград.

Получено 6 I 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002 : 01 : 581.9

И. В. Ларин, академик ВАСХНИЛ. Избранные труды. — М.: Колос, 1978. 432 с. Т. 2350. Ц. 2 р. 50 к.

F. YA. LEVINA. I. V. LARIN, ACADEMICIAN OF VASHNIL.
SELECTED WORKS. MOSCOW, KOLOS, 1978; 432 p.

К 90-летию академика ВАСХНИЛ Ивана Васильевича Ларина (1889—1972 гг.) в 1978 г. были опубликованы его «Избранные труды» (ИТ) в одном томе. В состав редколлегии вошли 9 ученых — Н. Г. Андреев, И. П. Дроздов, Д. А. Иванов, В. И. Игловиков, М. П. Калганов, Н. С. Конюшков, Е. П. Матвеева, А. П. Мовсисянц, Т. А. Работнов. Составителями¹ данного однотомника являются Т. А. Работнов и А. П. Мовсисянц. Они отмечают, что обилие научных публикаций Ларина (320 названий) лишило их возможности в одном томе полностью представить его богатое наследие. Все работы Ларина, как это обычно и делается, распределены в данном однотомнике по соответствующим разделам и подразделам.

Уместно здесь сразу же сказать, что, как правило, в качестве избранных трудов переиздаются наиболее важные в теоретическом отношении работы выдающихся, широко известных в стране ученых. К ним мы относим и Ларина. Его труды характеризуются широтой и многообразием методического подхода к изучению растительности и флоры луговых, пастбищных и других угодий. Важно подчеркнуть, что в изданиях ИТ прежде всего должна быть сохранена подлинность авторских текстов. В случае же отхода от данного правила сделанные изменения и сокращения всегда должны быть отмечены в соответствующих сносках.

Ларин — один из основоположников научного луговодства в нашей стране. Уже к середине 20-х—началу 30-х гг. он являлся авторитетным ученым — луговодителем-кормовиком. Именно Ларин один из первых указал на необходимость изучения естественной растительности и флоры для характеристики сельскохозяйственных и других угодий как кормовой базы. Он выдвинул такие подлежащие изучению вопросы, как поедаемость полезных растений различными видами скота, а также установление вредных, непоедаемых растений. Столь же большое внимание Ларин уделил разработке в широком плане методики изучения растений, внедрения их в культуру, особенно наиболее ценных дикорастущих видов.

В однотомнике ИТ Ларина имеются «Предисловие» (с. 3—4), раздел «Иван Васильевич Ларин» (с. 5—13). Нельзя не отметить то благоприятное впечатление, какое создается у читателя при ознакомлении с содержанием в ИТ раздела, посвященного жизни и научной деятельности Ларина. В нем хорошо показаны свойственные ему черты — жизнелюбие, доброжелательность, любовь к природе.

Основных разделов 7: «Изучение кормовых растений», «Вопросы методики изучения сенокосов и пастбищ», «Почвенно-геоботаническое изучение естественных кормовых угодий», «Стационарные геоботанические исследования», «Общие вопросы лугопастбищного хозяйства», «Радио-

¹ В большинстве случаев в ИТ имена составителей, входящих в редколлегию, не приводятся.

нальное использование пастбищ и сенокосов», «Вопросы лиманного орошения» (с. 14—392). Кроме того, выделен раздел «Разные работы» (с. 393—416) и в конце дан «Список опубликованных работ И. В. Ларина по годам (1916—1975)» (с. 417—430). Библиография составлена И. А. Губановым, использовавшим списки работ Ларина, а также и других авторов.

В аннотации к книге составители отмечают, что в нее вошли наиболее важные работы Ларина по изучению дикорастущих кормовых растений СССР, естественной растительности кормовых угодий, подчеркивают значимость изучения лугов и пастбищ. Можно лишь сожалеть, что из числа 320 работ в однотомник ИТ Ларина вошли, как пишут составители, «только 10% по названию и 6% по объему». Необходимо отметить, что труды Ларина и в наше время не потеряли своего теоретического и практического значения для специалистов луговодов, геоботаников широкого профиля и агрономов. Геоботаническая общественность приветствует выход в свет ИТ Ларина.

Однако детальное ознакомление с книгой обнаружило отсутствие в ней, с нашей точки зрения, весьма ценных в теоретическом и в практическом отношениях двух публикаций. Первая — «Растительность, почвы и сельскохозяйственная оценка Чижинских разливов» (1926 г.), под редакцией и с предисловием профессора С. С. Неуструева, известного в стране почвоведом. Он ярко охарактеризовал эту работу, как «счастливо сочетающую исследования геоботаника и почвовед-географа с отчетливым пониманием хозяйственной структуры исследованной им местности» (с. 4). Описания почвы и растительности, приведенные в этой работе Ларина, не потеряли своего интереса и ныне. Подробно описаны положительные и отрицательные элементы микрорельефа, их почвы и растительность. И хотя в этой работе еще не говорится о сущности комплексности почвенно-растительного покрова, но это вытекает из содержания сделанных Лариным описаний «сухой пятнистой (комплексной) степи» на территории полупустынь Западного Казахстана и Северного Прикаспия. Вторая отсутствующая в ИТ работа — «Материалы по динамике растительной массы и химических веществ травостоев в течение вегетационного периода в различных зонах СССР» (1936 г.). Она только очень кратко аннотируется составителями в разделе, посвященном жизни и деятельности Ларина, где справедливо говорится, что «сделано ценное обобщение данных по сезонной динамике массы и химического состава в надземной части фитоценозов кормовых угодий» (с. 8). Составители объясняют отсутствие данной публикации в числе избранных трудов ее большим объемом — 142 с. Однако надо сказать, что данный труд Ларина своим содержанием опередил работы 60—70-х гг. нашего столетия, проведенные по Международной Биологической Программе (МБП), а именно по ее проблеме «Биологический круговорот вещества и энергии», получивший широкое международное звучание, в частности и в нашей стране, в упомянутые годы. Данная публикация Ларина имеет большое теоретическое, практическое и особенно методическое значение. Мы рассматриваем отсутствие этого труда Ларина в числе его избранных работ как большое упущение составителей, тем более что членам редколлегии и составителям книги было известно, какое значение Ларин придавал этой работе. Можно было использовать текст выборочно, не изменяя его содержания, сделав соответствующие сокращения, отмеченные в сносках.

Подробное ознакомление с содержанием ИТ Ларина выявило и необычный способ подачи в нем авторских текстов. В ряде случаев отсутствуют точные названия публикаций, годы их выхода в свет и названия издательств. Читателю приходится искать эти сведения в «Библиографии». Обычно же в ИТ всегда перед каждым из текстов статей они имеются, равно как и все сделанные изменения отмечаются в соответствующих сносках. В этой связи уместно обратить внимание на недавно опубликованные в трех томах «Избранные труды» В. Н. Сукачева (1972, 1973, 1975). В них именно так представлены его авторские тексты, причем

в некоторых случаях указывается и год первого их опубликования. Так, например, в томе I на с. 142 в сноске значится, что текст тома «Основы лесной геоботаники» воспроизведен выборочно.

Следует отметить, что в изданиях ИТ считается нежелательным и даже недопустимым вносить в авторские (подлинные) тексты, включая и названия таблиц, разделов, какие-либо существенные изменения. Применение подобных приемов приводит к тому, что авторские тексты зачастую теряют свои существенные особенности, приобретают черты не свойственной им хрестоматийности и популярности. Мы считаем необходимым привести в данной статье конкретные примеры, говорящие о том, что составители ИТ Ларина подвергли недозволенным существенным изменениям и сокращениям авторские тексты почти без всяких объяснений. При всем единообразии отмеченных изменений их перечень ни в коей мере не отражает той истинно негативной картины, какую приобрели некоторые авторские тексты Ларина в ИТ.

Так, в разделе «Изучение кормовых растений» (с. 14—112) текст начинается с названия подраздела «Краткое пособие по изучению естественных кормов», здесь же имеется ссылка «Печатается с сокращениями». Название самой публикации и год ее издания отсутствуют. В «Библиографии» же значатся две статьи со сходными названиями: «Краткое пособие по изучению естественных кормов Казахстана», 1927 г., 47 с. и «Краткое пособие по изучению кормов» (2-е изд.), 1930 г., 80 с. (1-е изд. — 1927 г.). Однако эти две работы заметно различаются своим содержанием, хотя И. А. Губанов их рассматривает как 1-е и 2-е издания. В этом же разделе один из его подразделов «Общие выводы и заключение» (с. 64) не отличается по содержанию от аналогичного раздела в томе III монографии Ларина «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР» (Л., 1956). В сноске на этой же странице (с. 64) составители этот раздел называли «Заключительной главой» к тому III «Кормовые растения . . .». В ИТ содержание этой главы не подверглось изменениям, но были полностью изъяты 12 таблиц (с. 229—240)² с ценными данными по характеристике ряда семейств и их отдельных растений, данными о поедаемости, химическом составе, питательных веществ и др. Таким образом, как видно, и здесь тексты не идентичны.

Далее в подразделе «Пастбищеоборот», который входит в раздел «Рациональное использование пастбищ и сенокосов» (с. 329—368), есть сноска на с. 339: «Из данной работы здесь использованы отдельные разделы». Однако конкретное название публикации, из которой взяты разделы, как и год ее издания, отсутствуют. В «Библиографии» же одноименное название имеют две работы. Первая из них — «Пастбищеоборот. Система использования пастбищ и ухода за ними» — вышла в свет в 1955 г., вторая под таким же названием — в 1960 г. Естественно, что все эти сведения должны были иметь место в сноске на той же с. 339. Сличение текстов, опубликованных под названием «Пастбищеоборот», выявило, что в ИТ речь идет о публикации 1960 г., но из этого текста также изъяты табл. 46—49 и целый ряд подразделов («Использование пастбищ в тундре и лесотундре», «В лесостепи Башкирской АССР», «В лесостепи Западной Сибири», «В зоне пустынь», «В горных районах Средней Азии и Кавказа»). Оставлены только тексты по пастбищеоборотам в лесной зоне (в ИТ с. 344—352), в степной зоне (с. 352—354) и в зоне полупустыни (с. 355—359). Почему оказались представленными только эти три зоны, читателю остается неизвестным.

Обратимся к статье Ларина «Лиманное орошение кормовых площадей и задачи его дальнейшего изучения» (1956), помещенной в разделе «Вопросы лиманного орошения» (в ИТ с. 369—381). Ларин, как известно, был большим знатоком и сторонником внедрения в луководство лиман-

² Однако в других работах таблицы (часто менее содержательные) в текстах Ларина оставлены.

ного орошения. Несмотря на небольшой объем его статьи (1956, с. 5—23), все же и в ней составители ИТ сделали заметные сокращения текста. Так, на с. 6 и 21 (авторский текст) подзаголовки «Эффективность лиманного орошения», «Выводы» и тексты к ним полностью изъяты, на с. 7 изъят подзаголовок «Перспективы развития лиманного орошения», а текст к нему подвергся сокращению. Далее изменено название подзаголовка (1956, с. 13); вместо «Изученность лиманного орошения» дано «Техника лиманного орошения» (с. 375—380 ИТ), причем тексты авторский и в ИТ не идентичны. Изъята та интересная часть авторского текста, в которой говорится о древности орошаемого земледелия, применявшегося еще за 5 тыс. лет до нашей эры в странах Ближнего и Дальнего Востока.

Согласно сноске на с. 369 в ИТ, в этот же раздел «Вопросы лиманного орошения» входит и другая статья Ларина (1954) «Влияние лиманного орошения на естественную растительность» (с соавторами Л. А. Манохиной и З. С. Акимцевой). Сведения о годах издания этих двух публикаций данного раздела отсутствуют. Согласно же «Библиографии», первую статью Ларин опубликовал дважды — в 1953 и в 1956 гг., а вторую — в 1954 г. Однако из текста в ИТ неясно, какая все же конкретно статья воспроизведена? Небезынтересно и то, что в ее текст вставлены целые абзацы текста и таблицы из его других работ. Так, табл. 3 и 4 взяты из статьи Ларина 1956 г., а табл. 5 и 6, касающиеся интенсивности транспирации, — из статьи Ларина с соавторами 1954 г., причем табл. 5 использована составителями только частично, из нее изъяты наблюдения З. С. Акимцевой за 5—6 сентября (с. 388 ИТ). Таким образом, и здесь уж никак не приходится говорить о какой-либо подлинности авторских текстов, столь важных для издания ИТ.

Далее обратимся к обширному разделу в ИТ «Стационарные геоботанические исследования» (с. 225—294). Прежде всего остановимся на публикации Ларина в соавторстве с Т. К. Гордеевой «Динамика урожая и видового состава основных растительных группировок пастищ полупустынного комплекса Заволжья». Такое же название имеет раздел в ИТ (с. 232—258). В сноске (в ИТ с. 232) говорится о годах, в течение которых были проведены стационарные работы, о руководителях работ, однако года выхода в свет данной статьи нет. Согласно «Библиографии», таковым является 1960 г. Текст данной работы в ИТ составлен небрежно, буквально насыщен изменениями: сокращены тексты (с. 246, 247, 255 и др.), недописаны фразы авторского текста (с. 242, 245), сокращены тексты в таблицах (например, в табл. 12), изъяты табл. 13, 18, 24, не совпадает содержание табл. 6 (авторов) и 10 в ИТ, изменены названия таблиц (вместо «биоэкологический состав» написано «биологический» — ср. табл. 11 авторов и табл. 14 — в ИТ); в табл. 9 (ИТ) с. 236 вместо двулетники сказано «двулетки» (по-видимому, это опечатка?). В ряде мест пропущены латинские названия растений и животных грызунов (с. 239, 248, 256). В «Обобщениях и заключениях» (ИТ с. 255—258) в § 6 пропущена ассоциация прутняковая, вместо 11 дано 10 параграфов (10 и 11 слиты в один), наконец отсутствует и последний абзац из статьи Ларина и Гордеевой о посевах трав и бахчевых культур. Таким образом, и в этой рассмотренной нами статье подлинные тексты авторов заметно отличаются от имеющих в ИТ.

Уделим еще внимание публикации «Динамика развития луговой растительности Калининградской области», написанной Лариным в соавторстве с Е. П. Матвеевой и И. В. Сырокомской, посвященной стационарным работам Ларина. В ИТ данная публикация входит в подраздел одноименного названия (с. 258—295). Сличение текстов авторских и в ИТ также выявило значительное число сокращений авторских текстов и изъятие ряда таблиц. Пожалуй, только текст части подраздела «Влияние весеннего обжига луговой дернины на рост и развитие луговой растительности» (ИТ с. 292—294), а также «Общее заключение» (с. 294—295) оказались почти без изменений. В приведенных таблицах обнаружены

изменения их названий, недопустимые объединения нескольких таблиц в одну и появление, таким образом, в ИТ совсем новых цифровых и других данных. В таблицах с описанием растительности, сделанным на учетных площадках, латинские названия растений заменены русскими, причем даны по-русски не отдельные виды, а названия крупных групп, например написано «злаки», «бобовые», «осоки» и т. п. У Ларина и Гордевой в некоторых таблицах дано «ц/га сена или %», в тексте составителей указан лишь процент. Говоря о продуктивности, авторы пишут «вес», тогда как в ИТ «масса».

На основании высказанных нами замечаний, выявленных тщательным сличением авторских текстов с таковыми в ИТ, мы пришли к выводу о том, что данные однотомника не совсем соответствуют тем задачам, которые ставятся перед изданиями подобного типа. В рецензируемых ИТ не только в значительной мере не соблюдено основное требование — сохранение абсолютной подлинности авторских текстов, но имеет место и небрежность в литературном оформлении. Крайне неприятно делать такой вывод, касающийся трудов глубокоуважаемого Героя Социалистического Труда академика Ивана Васильевича Ларина.

Заканчивая свой краткий обзор «Избранных трудов» И. В. Ларина, необходимо, однако, добавить, что и в том виде, в каком они вышли в свет, они найдут своего читателя среди специалистов широкого профиля — геоботаников, луговодов-мелиораторов, агрономов и почвоведов.

Ф. Я. Левина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 I 1981.

УДК 019.941 : 002 : 01 : 581.55 : 633.2.03

В. А. Зайкова. Динамика луговых сообществ. — Л.: Наука, 1980. 216 с. Т. 1000. Ц. 2 р.

В. М. MIRKIN. V. A. ZAIKOVA. DYNAMICS OF THE MEADOW COMMUNITIES

Изучение динамики растительности осложнено необходимостью длительных многолетних наблюдений, которые далеко не всегда можно заменить пространственными экстраполяциями. Как бы решительно исследователь ни утверждал, что описанный им пространственный ряд совпадает с временным, он никогда не сможет доказать это, хотя бы потому, что разные звенья ряда имеют разные исходные сообщества. Но если прямые наблюдения не могут быть использованы для временных рядов масштаба столетий, они остаются основным методом изучения динамики сообществ за более короткие сроки, причем чем длиннее срок этих наблюдений, тем они ценнее. В. А. Зайкова вела наблюдения за динамикой луговых травостоев в течение 15 лет, что само по себе является фактом, подтверждающим большую ценность книги, написанной по результатам этих исследований. Однако есть еще четыре достоинства рецензируемого труда, которые следует упомянуть перед началом разбора его содержания.

Во-первых, чрезвычайно удачно выбрано 7 участков, на которых велись наблюдения. Эти участки представляют собой все основные варианты луговой растительности Северо-Запада СССР и, как будет показано ниже, из-за их увязки в системе координат позволяют экстраполировать устанавливаемые закономерности на всю совокупность луговой растительности района. Во-вторых, скрупулезное исследование динамики

выполнено для каждого сообщества на удобряемом и контрольном участках, что позволяет проводить весьма ценные сопоставления динамики при разном режиме минерального питания растений и видеть результаты многолетнего применения удобрений на разных типах лугов. В-третьих, работа предельно полно документирована таблицами, которые содержат как аналитические показатели степени участия отдельных видов в сообществах, так и синтетические (разного рода спектры и коррелятивные оценки) показатели. Интересующийся читатель получает доступ к исходным данным и может продолжить анализ закономерностей разнородной динамики. Такая строгая и последовательная документация выводов таблицами в особенности необходима для книги, которая написана по результатам многолетней работы. В-четвертых, автор выработал очень корректный и информативный стиль комментирования таблиц без сведения текста к дублированию их содержания.

Таким образом, новая книга обладает рядом неоспоримых достоинств. Ряд замечаний частного характера, которые будут сделаны по ходу обсуждения книги, имеют адресатом не столько ее автора, который уже выполнил эти исследования, сколько фитоценологов, которым предстоит вести длительные стационарные исследования на других объектах.

В кратком «Введении» (с. 3—4) сказано, что исследования велись в период 1961—1975 гг. на лугах, типичных для Северо-Запада европейской части СССР.

Глава первая «Природные условия стационарных участков и методика исследований» (с. 5—22) содержит описание участков луговой растительности и связанных с ними почв, характеристику климата и методов учета и обработки данных. Читатель узнает, что из 15 лет наблюдений 3 года были влажными или очень влажными, 3 — теплыми и засушливыми, а остальные занимали промежуточное положение между этими крайними ступенями климатического градиента. Таким образом, период наблюдений был благоприятным для раскрытия климатогенных флуктуаций, которые являются основной формой разнородной динамики луговой растительности. На участках, находившихся под наблюдением, были представлены следующие типы лугов: луговоовсянничник бобово-разнотравный, тонкополевичник злаково-бобово-разнотравный, белоусник злаково-калганово-разнотравный, щучник черноосоково-незамечаемовейниковый, черноосочник носатоосоково-собачьеполевищевый, влажноразнотравник манжетковый, остроосочник топянохвощевый. Типы охарактеризованы словесно — ярусность, общее покрытие, агроботанический спектр, но тексту явно не хватает таблицы флористической характеристики изученных сообществ, которая бы наглядно иллюстрировала то, как опосредованы во флористическом составе сходство и различие участков. Эта таблица, если все виды упорядочить по сходству их распределения по сообществам, не прибегая к аморфной терминологии типа «злаково-бобово-разнотравный» (читателю вовсе не ясно, о каких бобовых и о каком разнотравье идет речь), позволит дать типам более информативные названия. Однако совершенно очевидно, что участки выбраны удачно и они вполне различаются и по экологии, и по флористическому составу. Видимо, не все сообщества следует считать луговыми. Остроосочник топянохвощевый ближе к низинным травяным болотам.

Характеризуя методы сбора и обработки данных, Зайкова указывает, что укусы для определения ботанического состава брались в четырехкратной повторности с площадок 0.25 м². Это является уязвимым местом исследований, автор нигде не обосновывает, что эти выборки обеспечивают достаточную точность учетов. На удобряемых участках вносились НРК с дозой каждого элемента 40—60 кг/га и известь (трехкратно за срок наблюдений) в дозе 1—3 т/га. Урожайность определялась сплошным выкашиванием делянок в 100 м².

Глава вторая «Эколого-биологическая характеристика и фенологическое развитие растений изучаемых сообществ» (с. 23—49) включает

характеристику спектров луговой флоры всех изученных участков (по принадлежности к семействам, типу корневой системы, размерам, форме перезимовки и типу фенологического развития, экологическим свойствам, способу питания, продолжительности жизни) и соответствующую таблицу по этим параметрам для всех зарегистрированных на участках растений, причем для доминантов дано еще дополнительное текстовое описание. Для характеристики фенологии приведены таблицы с числами цветущих растений в различных фитоценозах в отдельные годы по декадам с указанием начала и продолжительности цветения доминирующих растений в луговых фитоценозах, сдвигов срока цветения у этих видов в разных сообществах. Изучение фенологии позволило сделать ряд ценных выводов: сроки начала зацветания у видов в одном и том же сообществе могут сдвигаться на 18 дней в зависимости от погодных условий. Сдвиг зацветания до 15 дней может быть объяснен различиями почвенных условий в один и тот же год: на минеральных (и, стало быть, менее увлажненных) почвах вариации сроков зацветания больше, чем на почвах торфянистых.

Глава третья «Изменчивость видового и группового состава травостоев луговых сообществ в природных условиях и под влиянием удобрений» (с. 50—103) является центральной в книге. Рассмотрение результатов ведется по уже перечисленным типам сообществ с приведением таблиц изменения по годам участия преобладающих видов в контрольных и опытных (с внесением удобрений) вариантах, а также таблиц, где сопоставляются установленные в разные годы видовая насыщенность и агроботанические спектры. Кроме оценок процентного участия по годам, даны также и оценки, усредненные по пятилетиям, что позволяет автору говорить затем о сукцессиях, которые вплетаются в ткань многолетних обратимых изменений. В заключение делается вывод, который можно рассматривать как один из основных результатов исследования: удобрения погашают разногодичные флуктуации, так как является сильным нивелирующим колебания климата фактором, обедняющим, кроме того, видовой состав сообществ. Вследствие применения удобрений число видов на разных участках уменьшилось на 2—7. По реакции на длительное применение удобрений виды объединены в группы: повышающие обилие (эвтрофные широколиственные луговые злаки и виды разнотравья: пырей ползучий, тимopheевка, таволга вязолистная и др.); понижающие обилие (олиготрофные злаки, подобные душистому колоску, овсянице овечьей и белоусу, виды бобовых и большинство видов разнотравья); виды, обилие которых более или менее случайно колебалось вокруг среднего значения во все годы наблюдений над удобренными участками.

Глава четвертая «Динамика эколого-биологического состава травостоя луговых сообществ» (с. 104—149) наиболее оригинальна по содержанию, так как включает описание трендов наблюдаемых сообществ в осях координат эколого-фитоценологических рядов, методика установления которых была предложена автором совместно с В. Д. Лопатиным и достаточно хорошо известна. Каждому виду присваивается определенный балл по отношению к трофности и увлажнению, и затем по весовому соотношению видов в фитомассе определяется место сообщества в системе двух координат. В методике, разработанной карельскими фитоценологами, много сходного со шкалами Элленберга, и она обладает той же разрешающей способностью. Некоторая субъективность присвоения баллов отдельным видам компенсируется стандартизацией дальнейших оценок сообществ и возможностями определять их место в системе координат. Для каждого типа приведены его координаты за каждый год наблюдения (для удобренного и неудобренного вариантов) и средняя позиция в эколого-фитоценологических рядах за 15 лет. Зайкова рассматривает также последовательность изменения эколого-биологических спектров в природных условиях и под влиянием удобрений. Указывается доленое участие по группам в годы начала и окончания наблюдений, амплитуды доленых

участий, среднее долевое участие за 15 лет. Каждая таблица и каждый график тщательно обсуждаются, причем сопоставления проводятся в трех направлениях: сравниваются спектры и экологические позиции одного сообщества в разные годы, выявляется специфика динамики под влиянием удобрений, сравниваются разные сообщества как точки фитоценотического пространства, соответствующего вариации условий в изученных сообществах. Автору удается выявить сукцессионные (векторизованные) изменения, которые на неудобренных участках идут в направлении психрофитизации, а на удобренных, напротив, — эвтрофизации травостоев.

В главе пятой «Количественные показатели многолетней динамики луговых фитоценозов» (с. 150—163) автор использовал евклидову дистанцию, получившую в отечественной литературе популярность благодаря успешному опыту применения этой меры в работах В. И. Василевича. По данным весового учета видов рассчитано расстояние между состояниями сообщества в смежные годы в рядах динамики удобренных и неудобренных вариантов и между удобренными и неудобренными вариантами одного типа в один год. Кроме того, расстояния определялись также по спектрам экологических групп и по методу координат (расстояние между двумя точками в двухмерном пространстве). Зависимость между тремя установленными рядами расстояний анализировалась средствами корреляционного анализа, который вскрыл достаточно тесную связь между изменениями флористического состава, экологических спектров и положения сообществ в осях эколого-фитоценотических рядов. Автору удалось доказать, что зависимость морфологических и экологических показателей достоверно выше на удобренных, чем на контрольных участках, так как «на удобряемых участках лугов растет мезофитизация травостоев, выравнивается горизонтальная и вертикальная структура ценоза, более постоянным и однородным становится видовой состав» (с. 163). Видимо, именно некоторое обеднение видowego состава вследствие векторизованных изменений является основной причиной повышения уровня корреляции биологических и экологических признаков сообщества. Никаких данных о вертикальной и горизонтальной структурах сообществ автор в книге не приводит, что вполне понятно: статистическое сравнение горизонтальной структуры сообществ является задачей крайне трудоемкой и сложной. Кроме того, до сих пор нет ясности в вопросе, какой из многочисленных методов изучения горизонтальной структуры сообществ лучше.

В качестве дополнения к использованным количественным методам можно рекомендовать расчет среднего расстояния между всеми флуктуационными состояниями одного сообщества за все годы. Такой показатель — наиболее устойчивая мера вариабельности сообществ.

Показателем ботанической культуры исследований автора является глава шестая «Видовой состав, структура и динамика мохового покрова лугов» (с. 164—191). Нередко луговеды, исходя из положения о том, что луг — это сообщество травяных мезофитов, стараются «не замечать» мхи или оценивать их валовым показателем покрытия. Зайкова установила 40 видов мхов, которые входят в состав изученных сообществ, и детально описала их изменения в циклах природной динамики и под влиянием удобрений. Выполнение этого одного из наиболее трудоемких разделов исследования окупилось содержательными выводами. Доказана отрицательная зависимость урожая и замоховелости лугов, выявлено повышение замоховелости на неудобренных и понижение на удобренных участках. В то же время Зайкова установила и виды мхов, которые ни в коей мере не подавляются ни непосредственно удобрением, ни фитоценотическими последствиями улучшения условий минерального питания.

Завершающая книгу глава седьмая «Динамика урожая луговых сообществ» (с. 192—203) является наиболее интересной для практиков. Вновь приводятся подробные таблицы изменения урожая за разные годы, отавности, а также усредненные данные за все годы наблюдений. В центре

тлавы находится важный для практики вывод о том, что наибольшая эффективность действия удобрений наблюдается в центральной части фитоценоотического пространства, соответствующего настоящим лугам; эффективность снижается при заболачивании, оторфовывании и психрофитизации сообществ.

В заключение рецензии остается лишь поздравить автора с публикацией результатов ее многолетних и интересных исследований.

Б. М. Миркин.

Получено 11 VII 1980.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 502.7

VI СЕССИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО РЕГИОНАЛЬНОГО НАУЧНОГО СОВЕТА
ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ,
ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»
(30 IX—5 X 1980, Южно-Сахалинск)

I. G. KORNEVA, S. S. KHARKEVICH, L. N. EGOROVA.
THE VI-TH SESSION OF THE FAR-EASTERN REGIONAL SCIENTIFIC BOARD
ON THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES OF THE RATIONAL USE,
TRANSFORMATION AND PROTECTION OF THE PLANT WORLD»
(30 IX—5 X 1980, YUZHNO-SAKHALINSK)

На базе Сахалинского комплексного научно-исследовательского института (СахКНИИ) ДВНЦ АН СССР 30 IX—5 X 1980 состоялась VI выездная сессия Дальневосточного регионального научного Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». В работе сессии приняло участие более 70 человек из 22 учреждений региона, а также ботаники Москвы, Ленинграда, Новосибирска и Кирова.

Сессию открыл и. о. директора СахКНИИ А. Я. Ильев, который подчеркнул важность координации ботанических исследований в регионе.

На сессии было заслушано 45 научно-организационных и научных докладов по различным разделам ботаники.

Итогам ботанических исследований в регионе в X пятилетке был посвящен доклад Л. Н. Егоровой (Биолого-почвенный институт — БПИ, Владивосток). Основное внимание в докладе было уделено законченным темам, завершающимся или вышедшим из печати монографиям, экспедиционным работам в зоне восточного участка Байкало-Амурской магистрали.

В БПИ закончена тема «Низшие и мохообразные растения Дальнего Востока». Изучена флора, систематика, экология и география отдельных видов водорослей, грибов, лишайников и мхов, распространенных в различных районах Дальнего Востока. Защищены две кандидатские диссертации.

Вышли из печати монографии «Съедобные грибы Дальнего Востока» Л. Н. Васильевой (БПИ), «Мучнисто-росяные грибы сем. *Erysiphaceae* Дальнего Востока» И. А. Бункиной (Дальневосточный государственный университет — ДВГУ, Владивосток) и коллективная монография «Возбудители болезней основных сельскохозяйственных культур Дальнего Востока» под редакцией З. М. Азбукиной (БПИ).

Сданы в печать коллективные монографии «Определитель сосудистых растений Камчатской области» (отв. ред. С. С. Харкевич) и «Биологическая продуктивность луговых сообществ приокеанических районов Дальнего Востока» (отв. ред. В. И. Таранков). Завершается подготовка коллективной монографии «Ценные в кормовом отношении злаки Дальнего Востока» и I тома многотомной сводки «Сосудистые растения Дальнего Востока» (БПИ).

Закончена тема «Морфологические адаптации некоторых растений к обитанию в экстремальных условиях Севера» (Институт биологических проблем Севера — ИБПС, Магадан). Изучен механизм адаптации жизненных форм высших растений на примере семейства вересковых и розоцветных. Материалы исследований вошли в монографии «Структура и морфогенез кустарников» М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова и «Рододендроны Дальнего Востока» М. Т. Мазуренко.

Лесам Дальнего Востока посвящены три монографии «Долинные широколиственные леса Сихотэ-Алиня» (Н. Г. Васильев), «Ясеновые и ильмовые леса Дальнего Востока» (Н. Г. Васильев), «Еловые леса Камчатки» (Ю. И. Манько, В. П. Ворошилов).

Большое внимание уделяют ботаники региона изучению флоры и растительности дальневосточных заповедников. Завершено геоботаническое картирование Кроноцкого государственного заповедника (Ленинградский государственный университет. — ЛГУ). Проведено детальное флористическое исследование островов Петрова и Бельцова в Японском море (Лазовский государственный заповедник). Изучены флора и растительность Дальневосточного морского заповедника (БПИ). На территории Зейского государственного заповедника комплексной экспедицией Московского государственного университета, начиная с 1976 г., проводились ботанические исследования, результатом которых явилась подготовленная к печати коллективная монография «Флора и растительность хребта Тукурингра» под редакцией И. А. Губанова.

Уссурийскому заповеднику им. В. Л. Комарова посвящены вышедшие из печати книги «Растительный и животный мир Уссурийского заповедника» Г. Ф. Бромлея, Н. Г. Васильева, С. С. Харкевича и В. А. Нечаева и коллективная монография «Флора и растительность Уссурийского заповедника» (отв. редактор С. С. Харкевич, БПИ).

Сдана в печать рукопись региональной Красной книги «Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана» (С. С. Харкевич и Н. Н. Качура). Принято решение Приморского крайисполкома об охране 153 редких видов растений.

За отчетный период проведены 3 сессии регионального Совета¹ в 1976 г. — в г. Комсомольске-на-Амуре, в 1977 г. — в г. Благовещенске, в 1978 г. — в г. Хабаровске. В 1979 г. ботаники БПИ и Хабаровского комплексного научно-исследовательского института (ХабКНИИ) приняли активное участие в подготовке и проведении комитета «Ботаника» на XIV Международном Тихоокеанском конгрессе. По материалам 3-й сессии Совета, подведшей итоги ботанических работ в регионе за IX пятилетку, издан сборник «Ботанические исследования на Дальнем Востоке».

Сводный план ботанических исследований в регионе на XI пятилетку доложила Н. Н. Качура (БПИ).

Главнейшим задачам изучения, использования и охраны растительного мира Дальнего Востока в XI пятилетке был посвящен доклад С. С. Харкевича. Основное внимание обращено на участие в составлении и реализации комплексной программы «Дальний Восток» и подготовку кадров высокой квалификации.

В докладе сахалинских ботаников И. Г. Корневой, А. М. Черняевой, В. И. Крasiковой, Л. М. Алексеевой, С. В. Крышней, А. О. Шубина (СахКНИИ) были отражены основные итоги ботанических исследований на Сахалине и Курильских островах в 1975—1979 гг. и намечены задачи на 1980—1985 гг. Специфические условия Сахалина обуславливают некоторые особенности в росте и развитии многих широко распространенных и типичных для Сахалина видов растений, в связи с чем значительный интерес представляют эколого-биологические исследования растений местной флоры. С различной степенью детальности изучены особенности их экологии, биологии цветения и плодоношения, прироста, семенного размножения, сезонного развития, годовых ритмов и популяционный состав. Пополнены сведения о флоре о. Кунашир, найдены 50 новых видов растений, не указанных ранее для этой территории.

Сахалинская обл. располагает богатейшими растительными ресурсами, имеющими большое народнохозяйственное значение; они используются как технические, пищевые, лекарственные, кормовые и декоративные растения. Научным основанием использования и обогащения растительных ресурсов Сахалина был посвящен коллективный доклад ботаников СахКНИИ (И. Г. Корнева, В. Д. Мальцев, Л. М. Соловьянова, Р. В. Салабутина, С. В. Крышня, Т. Я. Безрукова, Л. И. Цыганкова, Н. Д. Туезова). Многие естественные представители флоры используются в разной степени, но некоторые виды подвержены ежегодно возрастающей антропогенной нагрузке, что приводит зачастую к истощению их запасов. Это особенно относится к ягодным растениям и папоротникам.

Одной из важнейших задач в настоящее время являются экспериментальные исследования по выяснению оптимальных режимов использования ценных видов. Та-

¹ См.: Бот. ж., т. 62, № 5, 1977; т. 63, № 6, 1978; т. 64, № 5, 1979.

кого рода исследования по периодичности отчуждения и характера возобновления проводятся в ценозах *Osmunda cinnamomea* (Р. В. Салабутина, СахКНИИ) и *Vaccinium praestans* (В. И. Красикова, СахКНИИ).

Основные усилия сахалинских ботаников в 1975—1979 гг. были сосредоточены главным образом на вопросах проектирования экспозиций Сахалинского ботанического сада (А. М. Черняева, В. В. Чижилов, Л. М. Соловьянова, Е. А. Шаромова, Н. А. Каплинская, Л. В. Федорова, Г. Н. Павлова — СахКНИИ). Определен ассортимент видов растений для создания трех основных экспозиций: природной флоры (с выделением участка редких и исчезающих видов), дендрария, декоративного садоводства и цветоводства. Составлены схемы размещения планируемых экспозиций на местности, произведен расчет площадей питания.

Итогам и задачам исследования лесов на Сахалине был посвящен доклад Ю. Г. Карташова (Сахалинская лесная опытная станция — СахЛОС). В настоящее время все леса Сахалина приведены в известность, а большая их часть пройдена лесоустройством повторно. Проведено лесоводственное районирование острова, разработана типология лесов, раскрыты основные особенности развития темнохвойных и лиственничных лесов, изучены особенности лесовосстановления, исследованы вредители и возбудители болезней семян лесных культур, определен видовой состав дереворазрушающих грибов Сахалина, получены первые результаты исследований по созданию прививочных лесосеменных плантаций, изучен ряд вопросов охраны лесов от пожаров; значительное внимание уделялось рубкам главного пользования. С учетом достигнутого в изучении лесов острова необходима разработка обобщенных сводных рекомендаций по научному ведению хозяйства в лесах Сахалина.

Итоги исследований по естественному и искусственному лесовосстановлению на Сахалине отражены в докладе Н. П. Грищенко и Н. Н. Подтергерера, водоохранная и противозерозионная роль лесов — в докладах А. П. Клинцева, Ян Тхяк Бо, И. В. Инфантьева (СахЛОС). Выборочные и постепенные рубки способствуют сохранению достаточного для лесовосстановления количества подроста ели и пихты. После сплошных рубок на северных склонах лесовосстановление также идет за счет сохранившегося подроста, на южных склонах в первые годы после рубок пересыхание подстилки и верхних горизонтов почвы вызывает массовое усыхание подроста и зарастание вырубок травяно-кустарниковой растительностью, препятствующей появлению последующего возобновления. Для скорейшего лесовосстановления вырубок требуется создание лесных культур.

Доклад Н. С. Пробатовой (БПИ) был посвящен агростофлоре Сахалина, насчитывающей около 130 видов. Рассмотрены особенности лесной, луговой, прибрежно-морской, водно-болотной и скально-осыпной агростофлоры острова. Среди лесных злаков выделяются виды восточноазиатского флористического центра; луговая флора мало своеобразна, отчасти она связана с крупнотравными сообществами; прибрежно-морская носит североазиатский характер; среди водно-болотной имеются редчайшие виды флоры СССР; своеобразием отличается скально-осыпная флора, включающая ряд эндемичных видов. Выявлена существенная разница в составе агростофлоры Сахалина и Курильских островов. На Курилах лучше представлены японские и североамериканские виды, на Сахалине — реликтовые местонахождения континентальных сибирских видов.

Более 500 видов сосудистых растений собрано на северных Курильских островах Шумшу и Парамушир (В. Ю. Баркалов, БПИ). Обследованы все экотопы от супралиторали до гольцового пояса. По распределению основных семейств изученные острова входят в состав Бореальной флористической области. В соотношении жизненных форм преобладают гемикриптофиты. Наибольшим числом видов представлены северотихоокеанский, циркумполярный, охотский и палеобореальный типы ареалов. Выявлен ряд видов, ранее не указанных для флоры Курильских островов и Сахалинской обл. Два вида подготовлены к описанию как новые для науки. Автор предлагает выделить комплексный заказник на о. Шумшу, где произрастает ряд ценных видов растений, включая эндемики островов и Северной Азии.

Основным итогом изучения флоры сосудистых растений Камчатской обл. был посвящен доклад С. С. Харкевича. В преддверии 250-летия изучения растительного мира Камчатки, начатого С. П. Крашенинниковым, и 50-летия создания Камчат-

ской обл. коллектив дальневосточных и ленинградских ботаников подготовил первый полный свод «Определитель сосудистых растений Камчатской области», включающий 1168 видов растений. По сравнению с известными сводками В. Л. Комарова и Э. Хуль-тена, посвященными п-ову Камчатка, видовой состав растений Камчатской обл. возрос почти на 30 видов. Географическое распространение видов охарактеризовано по 12 выделенным флористическим районам.

А. Е. Кожевников (БПИ) доложил результаты исследования осоковых Камчатской обл. В настоящее время для Камчатки известен 121 вид осоковых, объединенных в 10 родов. На п-ове Камчатка произрастает 101 вид, в Северной Корее — 77 видов, на Командорских островах — 27. Подавляющее большинство осоковых предпочитает переувлажненные местообитания (на долю гелофитов, гигрофитов, психрофитов приходится 76%). Наличие снежников и горячих источников обусловило существование криофильных и термофильных видов. По отношению к характеру почвенного субстрата преобладают оксифиты. По фитоценотической приуроченности большинство осоковых тяготеет к интразональным типам растительности — на лугах и на болотах в оптимальных условиях находится более половины видов.

С докладом «Деревянистые растения Камчатской области» выступил **М. Ю. Горшков** (БПИ). Арборифлора Камчатки насчитывает 112 видов, относящихся к 50 родам. Преобладают кустарники из семейств вересковых и ивовых, довольно значительно участие кустарниковой биоморфы. В результате географического анализа выделено 7 географических элементов. Основу арборифлоры составляет восточноазиатский элемент. В северной Корее возрастает роль евразийских видов, на п-ове Камчатка — видов дальневосточной эндемичной группы.

Закономерности распределения флоры в ландшафтах низовьев Амура отражены в докладе **Н. И. Шага** (Уссурийский государственный педагогический институт).

Интересные флористические находки обнаружены на горном узле Эзоп (**А. А. Нечаев**, Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства — ДАЛЬНИИЛХ). Выявлены виды, не отмеченные ранее в литературе для Дальнего Востока и Приамурья, описан новый для науки вид ситника. Ключевое значение горного узла Эзоп подтверждается нахождением целого ряда видов, имеющих на этой территории свои пределы распространения. Западную границу ареала имеют 36 субокеанических видов, восточную — 52 субконтинентальных и континентальных, северную — 56 неморальных и монтанных, южную — 132 гипоарктомонтанных, арктоальпийских, бореальномонтанных, высокогорных и бореальных видов, включая виды, встречающиеся южнее только фрагментарно, в значительном удалении от основного ареала.

С докладом «Систематический обзор дальневосточных видов рода *Corydalis*» выступила **Т. А. Безделева** (БПИ). В основу деления рода на секции положена структура жизненной формы.

Специальное заседание было посвящено низшим растениям. Об изучении пресноводных водорослей в зоне влияния техногенных выбросов доложили **Л. А. Кухаренко**, **Л. А. Медведева**, **С. С. Барина** (БПИ).

В докладе **Г. Н. Саенко** «Растения дальневосточных морей — концентраторы металлов и галогенов» (Институт химии ДВНЦ АН СССР) показана роль морских водорослей в накоплении поливалентных металлов и в биогеохимической миграции микроэлементов в гидросфере. В основе процессов концентрирования лежит вхождение поливалентных металлов и галогенов в комплексы, например образование соединений иода и брома с белками, аминокислотами, фенолами и т. д. Важным практическим приложением данной проблемы является выяснение роли микроэлементов в марикультуре, использование видов-концентраторов в медицине, проведение биогеохимического районирования с целью перспективной оценки металлоносности шельфа и прибрежной суши.

Водорослям порядка *Laminariales* района Малой Курильской гряды был посвящен доклад **В. Ф. Сарочан** и **А. Д. Вялова** (Сахалинский тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии). В докладе показаны гидрологический и температурный режимы водных масс, омывающих эти острова, даны распределение, размерно-весовые показатели биомассы, запасы массовых видов водорослей. Обширные заросли ламинарий при наличии на большинстве участков довольно ровного рельефа дна могут служить основой для создания в районе Малой Курильской гряды большого промысла с механизированной добычей водорослей.

О новых видах сырья и перспективах их использования водорослевой промышленностью доложила **М. В. Суховеева** (Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии — ТИНРО, Владивосток). К водорослям, не используемым в настоящее время промышленностью, но являющимся потенциальным сырьем при получении маннита и альгината натрия, относятся бурые водоросли Охотского моря — 3 вида ламинарии, лессония, алярия, цистозира, фукус, а также костария и пельвеция — в Японском море. Из красных водорослей интерес для промышленности представляют пилота, тихокарпус, хондрус и грацилария. Дана технико-химическая характеристика бурых и красных водорослей.

С докладом «Микофлора сои на Дальнем Востоке» выступила **С. А. Жуковская** (БПИ). Она представила обзор флоры грибов, поселяющихся на листьях, стеблях, корнях, семенах сои и осветила их роль в развитии заболеваний.

О биозоологических основах мер борьбы с возбудителями грибных болезней овощных культур в теплицах Сахалина доложил **Н. Н. Кузнецов** (совхоз «Тепличный»; Южно-Сахалинск). Важным звеном в разработке этого направления явилось изучение биологии и экологии основных возбудителей болезней огурцов и томатов. Для каждого возбудителя определены параметры микроклимата, что позволяет при появлении заболевания быстро найти оптимальное решение по ограничению и локализации его развития. В борьбе с почвенной инфекцией широко используется триходермин — препарат гриба-антагониста *Trichoderma lignorum*. Все это позволило в 4 раза сократить применение химических препаратов и значительно поднять урожайность овощных культур.

В докладе **Л. В. Бардунова** (Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск) и **В. Я. Черданцевой** (БПИ) дана ареалогическая характеристика листостебельных мхов Южного Приморья и Сахалина. Произрастающие здесь виды мхов распадаются на две группы. Первая представлена голарктическими и дизъюнктивно-голарктическими видами. Виды второй группы имеют ареалы, более ограниченные, — восточноазиатские, восточноазиатско-североамериканские и близкие к ним. К первой группе относятся все арктоальпийские и степные виды, подавляющее большинство бореальных, несколько больше $\frac{1}{3}$ неморальных и 2 субтропических вида. Во второй группе $\frac{3}{4}$ составляют виды неморальные, $\frac{1}{4}$ — субтропические. Большинство видов этой группы за пределы Дальнего Востока не выходит, составляя специфику его моховой флоры.

Особенности строения древесины древеснистых видов Дальнего Востока изложены в докладе **Г. И. Ворошиловой** и **С. А. Снежковой** (ДВГУ). Диагностическими признаками в строении древесины хвойных являются для видов рода пихта число пор на поле перекреста, расположение пор на трахеидах; для видов рода сосна — характер стенок лучевых трахеид, форма и число оконцевых пор; для видов рода ель — характер стенок лучевых трахеид, число клеток эпителия вертикальных смоляных ходов, пицеоидных пор; для видов рода лиственница — число слоев лучевых трахеид, клеток эпителия вертикальных смоляных ходов, пицеоидных пор. Среди лиственных пород высокой степенью организации древесины обладают все виды аралиевых, распространенные в Приморском крае. В условиях повышенной влажности почвы и воздуха произрастают виды лиственных с более примитивным строением древесины (граб сердцелистный, ольха японская).

С докладом «Архитектурные модели, жизненные формы и онтоморфогенез полевой Приморского края» выступила **Л. Н. Дорохина** (Московский государственный педагогический институт — МГПИ). В Приморье встречаются 36 видов полевой, наиболее широко представлены травянистые многолетники. Многообразие жизненных форм возникает на базе ограниченного числа архитектурных моделей. Все крупные систематические категории в роде (секции, серии видов) характеризуются определенной архитектурной моделью. Модели могут отражать пути адаптации к определенным экологическим условиям.

В докладе **Е. И. Курченко** (МГПИ) «О популяционно-онтогенетическом методе исследования дальневосточных полевниц» дано представление о перспективности метода исследования ценогических популяций, отвечающего современным требованиям систематики растений, на примере одного из древнейших видов рода — *Agrostis flaccida*. Отдельные признаки, характеризующие видовую организацию, могут иметь не только

биологическое, но и таксономическое значение, в частности способ возобновления, соотношение укороченных и удлинённых метамеров, численность и распределение почек на побеге, продолжительность жизни побегов и т. д.

Морфологической характеристике спермодермы семян рода *Saxifraga* Камчатской обл. посвящен доклад Т. Г. Буч (БПИ). С помощью сканирующей электронной микроскопии проведены исследования поверхностной скульптуры спермодермы 34 видов рода камнеломка. Выделено 5 видов скульптуры: 1 — гладкая, до слабоскладчатой; 2 — складчатая, до складчато-сетчатой; 3 — бугорчатая, до бугорчато-столбчатой; 4 — расплывчато-бугорчатая; 5 — столбчато-бугорчатая, до гребенчато-столбчатой. Разнообразие типов поверхности скульптуры спермодермы, имеющих адаптивное значение, свидетельствует о широком диапазоне экологических условий местопроизрастания и подчеркивает адаптивное значение скульптуры спермодермы. Особенности скульптуры помогают различать близкородственные виды.

С докладом «Биологические особенности и селекционное значение овсяниц луговой и тростниковидной в Приморском крае» выступил А. Ф. Жмакин (Дальневосточная опытная станция ВИР). Овсяница луговая выращивается в Приморье и давно занимает большие площади, овсяница тростниковидная интродуцируется как очень ценная в хозяйственном отношении культура. Антэкологические исследования, проведенные с различными по происхождению образцами, позволили выделить две расы по ритму цветения. Изучение особенностей побегообразования овсяницы тростниковидной дало возможность обнаружить непрерывность сезонного кущения, проследить изменчивость этого процесса по фазам роста и выделить образцы с интенсивным кущением. В опыте по многоукосному использованию травостоя в условиях орошения и повышенных доз азотных удобрений выделены перспективные образцы, переданные хозяйствам Приморья для производственного испытания.

О развитии инициальных видов растений на первых этапах послепожарных сукцессий рассказала Т. А. Комарова (БПИ). К числу основных биологических свойств данной группы растений, обеспечивающих им быстрое завоевание освободившихся после нарушения участков, относятся высокая плодовитость, активное вегетативное воспроизведение, быстрые темпы развития и интенсивное накопление фитомассы. Слабые стороны — низкая конкурентоспособность и отсутствие успешного семенного возобновления на заселенных участках. Это определяет устойчивые позиции только у первого поколения, образовавшегося в условиях ослабленной конкуренции между растениями.

С докладом «Динамика лесной растительности среднего Сихотэ-Алиня под действием техногенных выбросов» выступил С. Б. Татаринев (БПИ).

В докладе В. П. Селедца «Антропогенная динамика растительности морских побережий и островов Дальнего Востока (Тихоокеанский институт географии — ТИГ) выделяется пять типов реакции ценопопуляции на возрастание антропогенной нагрузки: 1) стабильный — возрастной спектр остается практически неизменным; 2) равномерно изменяющийся — возрастной спектр преобразуется равномерно в сторону омоложения популяции; 3) прегенеративный — возрастает относительная численность прегенеративных особей; 4) раннегенеративный — резко возрастает относительная численность молодых генеративных особей; 5) среднегенеративный — возрастает относительная численность молодых генеративных особей. Систематическое определение численности и структуры популяций — один из возможных путей контроля за состоянием редких и исчезающих видов растений.

Ю. И. Манько (БПИ) подвел основные итоги лесоводственно-географического изучения еловых лесов Дальнего Востока.

О дендроклиматическом изучении кедра корейского в Южном Приморье доложил Р. Н. Сабиров (БПИ). С помощью методов корреляционного анализа была произведена оценка силы влияния различных климатических факторов (более 10 параметров) на формирование годичного кольца. Было установлено, что между отдельными климатическими показателями и радиальным приростом связь очень слабая, но она увеличивается при рассмотрении влияния комплекса параметров.

Некоторые особенности взаимоотношения растений в лесных и горно-тундровых сообществах Приамурья отражены в докладе А. А. Бабурина и С. Д. Шлотгаузр (ХабКНИИ).

В коллективном докладе «Крупномасштабные исследования в усыхающих пихтовых лесах Среднего Сихотэ-Алиня» (А. В. Кошкарев, Б. С. Петропавловский,

Л. А. Майорова, Н. Ф. Шеничникова, Н. А. Чавтур, В. В. Марченко, Т. П. Рябченко, М. Н. Чипизубова) рассмотрены результаты многолетних крупномасштабных исследований, проводимых ТИГ в верховьях р. Большая Уссурка. Приведены данные о географическом распространении массивов усыхания, о пространственном размещении очагов усохшего древостоя и динамике процесса усыхания, полученные путем дешифрирования аэрофотоснимков. Показаны связи характеристик процесса усыхания и лесовозобновления с рядом биотических и эдафических факторов.

Методика разработки биогеографических основ рационального использования растительных ресурсов Дальнего Востока изложена в докладе Б. С. Петропавловского (ТИГ). Она включает несколько этапов: 1 — разработка методов классификации экологических структур как элементов биогеографического районирования; 2 — разработка методов инвентаризации лесных ресурсов; 3 — разработка методов картографирования лесных ресурсов; 4 — составление биогеографического районирования систем использования и охраны лесных ресурсов.

Об итогах изучения флоры и растительности ряда дальневосточных заповедников рассказали их сотрудники.

В докладе А. Т. Науменко, Л. И. Рассохиной и О. А. Черягиной освещены итоги и перспективы исследований растительного мира Кроноцкого государственного заповедника, территория которого расположена в зоне активного вулканизма. Проведены геоботаническое картирование территории, инвентаризация ключевых биогеоценозов, составлен первичный список растений заповедника, включающий 612 видов, приняты меры по организации палеоботанических исследований. Ближайшей перспективой предусмотрено сосредоточение усилий на изучении процессов, протекающих в ключевых биогеоценозах, исследовании экологии редких и доминантных видов в условиях вулканизма и составлении сводки по флоре заповедника.

Кедровым лесам Сихотэ-Алинского государственного заповедника посвящен доклад И. А. Флягиной. Дана характеристика состава древостоев, естественного возобновления, особенностей возрастных и восстановительных смен. Проанализирована флора сосудистых растений, мхов и лишайников кедровых лесов. Проведен таксономический и ареалогический анализ флоры для каждой климатической фации и выявлено ее своеобразие. В пределах основных типов леса выделены эталонные участки кедровых лесов, характеризующие тип насаждения на определенном этапе возрастного развития.

В докладе Н. А. Шаульской охарактеризованы пастбища амурского марала в Сихотэ-Алинском государственном заповеднике. Лесные пастбища сплошь покрыты остепненными дубняками с подлеском из лещины и рододендрона. Реже встречаются ассоциации горных лиственничников и приморских кедровников. На лесных пастбищах выявлены 127 видов кормовых растений, дающих 56 ц/га поедаемой фитомассы. Скально-луговые пастбища имеют хорошо выраженную основу из злаков, полыней и осок с преобладанием в травостое мезоксерофильного разнотравья. На этих пастбищах отмечены 142 вида кормовых растений, образующих 38 ц/га поедаемой фитомассы.

Особенности растительности долины р. Горин отражены в докладе Т. Ф. Шелестовой и В. М. Вана (Комсомольский государственный заповедник). Около половины площади исследуемой территории занято лугами, болотами и прибрежно-водной растительностью. Из лесных широколиственных формаций наибольший интерес представляют дубняки, находящиеся на северном пределе распространения.

А. Б. Мельникова доложила о некоторых особенностях флоры Большехехцирского заповедника. Проведен систематический и экоморфологический анализ флоры, содержащей 792 вида сосудистых растений, из них около 70 — редких. В «Красную книгу СССР» занесено 6 видов.

В обсуждении докладов и проекта решения приняло участие 18 человек.

Сессия одобрила сводный отчет о научно-исследовательской работе по проблеме в X пятилетке и план научно-исследовательской работы на XI пятилетку. Участники сессии выразили благодарность Оргкомитету и руководству СахКНИИ за подготовку и проведение сессии.

И. Г. Корнева, С. С. Харкевич, Л. Н. Егорова.

Сахалинский комплексный научно-исследовательский институт ДВНЦ АН СССР, Южно-Сахалинск, Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток. Получено 12 I 1981.

СПРАВОЧНИК «ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ВИДОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ СССР»

N. D. AGAROVA, K. B. ARKHAROVA. A HANDBOOK «CHROMOSOME
NUMBERS OF THE SPECIES OF FLOWERING PLANTS OF THE USSR FLORA»

Современное развитие цитологии способствует быстрому накоплению фактического материала по хромосомным числам, который периодически обобщается в сводках.

Первые краткие сводки были опубликованы еще в начале века — G. Tischler (1915) и M. Ishikawa (1916). В разное время в период между 20-ми и 60-ми гг. выходит ряд сводок различных составителей: Tischler (1927, 1931, 1935—1936, 1938, 1950), C. Darlington, Janaki Ammal (1945), A. Löve, D. Löve (1961), «Index to plant. . .» (1958—1965). В настоящее время эти справочники стали библиографической редкостью.

Более полная сводка «Chromosome atlas of flowering plants» (авторы C. Darlington и A. Wylie), содержащая материал о числах хромосом более 15 тыс. видов покрытосемянных и голосемянных растений, вышла в 1955 г. В этой сводке приведены не только числа хромосом, но для части видов даны народные названия на английском языке и сведения о практическом использовании растений; для всех видов приведены данные о географическом распространении. Этот атлас построен по следующему принципу: виды внутри рода располагаются по основному числу хромосом, а роды в рамках семейств — по таксономическому признаку.

Отечественный справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) был подготовлен сотрудниками Лаборатории цитологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и вышел в свет в 1969 г. Идея его создания принадлежала выдающемуся советскому цитологу М. С. Навашину, который руководил в то время лабораторией цитологии БИН. Этот справочник охватывает материал, накопленный за 80 лет изучения хромосомных чисел до 1967 г. включительно, и содержит 35 тыс. названий видов, относящихся к 272 семействам и 4669 родам. В связи с тем что на современном этапе развития систематики определение многих таксонов неоднозначно и трудно правильно установить действительное число вида, составители справочника привняли формальный принцип расположения материала по алфавиту, который наиболее рационален при большом объеме информации. Преимуществом справочника является то, что он снабжен богатой библиографией — около 7 тыс. наименований, однако в нем отсутствуют сведения об источниках получения материала, которые очень важны для критической оценки приводимых данных.

Среди последних справочников следует отметить «Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora» (A. Löve, D. Löve, 1974) и «Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora» (A. Löve, D. Löve, 1975), которые выполнены на материале региональных флор и не в традиционной библиографической манере. В этих сводках цитологические исследования совмещены с таксономическими и литературные данные подвергнуты критическому анализу. Результатом критической обработки материала явилось то, что часть фактического материала была признана недостоверной и не была включена в сводку. Такой подход к отбору материала для справочника нельзя считать правильным из-за его субъективности.

Для полноты картины следует упомянуть подробную и единственную в своем роде сводку «Cytotaxonomical atlas of the Pteridophytes» (A. Löve et al., 1977). Эта сводка построена по принципу предыдущих работ A. Löve и D. Löve. К сожалению, сведения о числах хромосом папоротникообразных СССР в ней практически отсутствуют.

В 60-х годах Международная организация биосистематики растений (The International Organization of Plant Biosystematists — IOPB) открыла новую рубрику в журнале «Taxon», в которой публикуются новые данные по хромосомным числам растений. В это же время IOPB начала издавать «Index to plant chromosome numbers» (редактор R. Moore), выпуски которого выходят по мере накопления нового материала. Пять таких выпусков (1967—1971 гг.) были объединены в отдельный том, который вышел в свет в 1973 г. Принцип построения сводки — таксономический, сводка дает сведения о числах хромосом и отсылает к первоначальному источнику. В этом издании принимают участие ученые многих стран мира, в том числе сотрудники группы биосистематики Отдела высших растений БИНа, которые посылают в этот справочник информацию

о числа хромосом высших растений, публикуемую в советской печати. К сожалению, это очень важное издание совершенно недоступно советскому читателю.

В настоящее время в БИНе начата работа над новым справочником хромосомных чисел «Хромосомные числа видов цветковых растений флоры СССР». В справочнике будут обобщены сведения по хромосомным числам, накопленные в отечественной литературе к 1984 г. Новый справочник учтет опыт создания предыдущих сводок. Он строится по алфавитному принципу и в отличие от предыдущих содержит указания о месте сбора материала в природе, о месте хранения и номере гербарного образца, в отдельных случаях будут приведены рисунки, в остальных будет указано наличие рисунка или фотографии в цитируемом источнике.

Иногда данные о хромосомных числах публикуются в СССР в малоизвестных изданиях; выпуск некоторых периодических изданий сильно задерживается. Были такие случаи, когда статьи, содержащие сведения о хромосомных числах, выходили в сборниках, изданных очень небольшим тиражом, в том числе отпечатанных на ротапринте. Ввиду этого сбор информации по хромосомным числам чрезвычайно затруднен.

Составители справочника обращаются к исследователям, работающим в области кариологии, с предложением направлять новые данные по хромосомным числам, а также высылать оттиски или работы, опубликованные в малодоступных изданиях, составителям справочника по адресу: 197022, Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2, Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, группа биосистематики.

В связи с тем, что хромосомные числа редких и эндемичных видов флоры СССР слабо изучены (по предварительным подсчетам, известны числа только у 30% видов, указанных в «Красной книге»), следует обратить особое внимание на определение хромосомных чисел видов, подлежащих охране, и по мере получения новых данных сообщать их составителям справочника в качестве экспресс-информации по следующей форме:

- 1) Название вида.
- 2) $2n$, n и рисунок метафазной пластинки.
- 3) Место сбора в природе.
- 4) Место хранения соответствующего гербарного образца, номер гербарного листа, коллектор, либо номер в живой коллекции, местонахождение коллекции.
- 5) Автор, исследовавший хромосомное число, год подсчета числа.

ЛИТЕРАТУРА

К р а с н а я к н и г а. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Ред. А. Л. Тахтаджян. Л., Наука. — Х р о м о с о м н ы е ч и с л а ц в е т к о в ы х растений. (1969). Ред. Ан. А. Федоров. Л., Наука. — D a r l i n g t o n C. D., J a n a k i A m m a l E. K. (1945). Chromosome atlas of cultivated plants. London. — D a r l i n g t o n C. D., W y l i e A. P. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. London. — I n d e x t o p l a n t c h r o m o s o m e n u m b e r s f o r 1956—1964. (1958—1965). Ed. by M. S. Cave. Berkeley—North Carolina. — I n d e x t o p l a n t c h r o m o s o m e n u m b e r s f o r 1968, 1969, 1972, 1973/1974. (1970, 1971, 1974, 1977). Ed. by R. J. Moore. Reg. Veget., 68, 77, 91, 96. — I n d e x t o p l a n t c h r o m o s o m e n u m b e r s 1967—1971. (1973). Ed. by R. J. Moore. Utrecht. — I s h i k a w a M. (1916). A list of the number of chromosomes. Bot. Mag. Tokyo, 30, 360. — L ö v e A., L ö v e D. (1961). Chromosome numbers of central and northwest european plant species. Opera Bot. (Lund), 5. — L ö v e A., L ö v e D. (1974). Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. Lehre. — L ö v e A., L ö v e D. (1975). Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Vaduz. — L ö v e A., L ö v e D., P i c h i - S e r m o l l i R. E. G. (1977). Cytotaxonomical atlas of the Pteridophytes. Vaduz. — T i s c h l e r G. (1915). Chromosomenzahl, — Form und Individualität im Pflanzenreiche. Progressus Rei. Bot., 5. — T i s c h l e r G. (1927). Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Tabul. Biol., 4. — T i s c h l e r G. (1931, 1935—1936). Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Tabul. Biol. Periodicae, 7 (1931), 11—12 (1935—1936). — T i s c h l e r G. (1938). Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. IV. Tabul. Biol., 16, 3. — T i s c h l e r G. (1950). Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 'S-Grevenhage.

Н. Д. Агапова, К. Б. Архарова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1981.

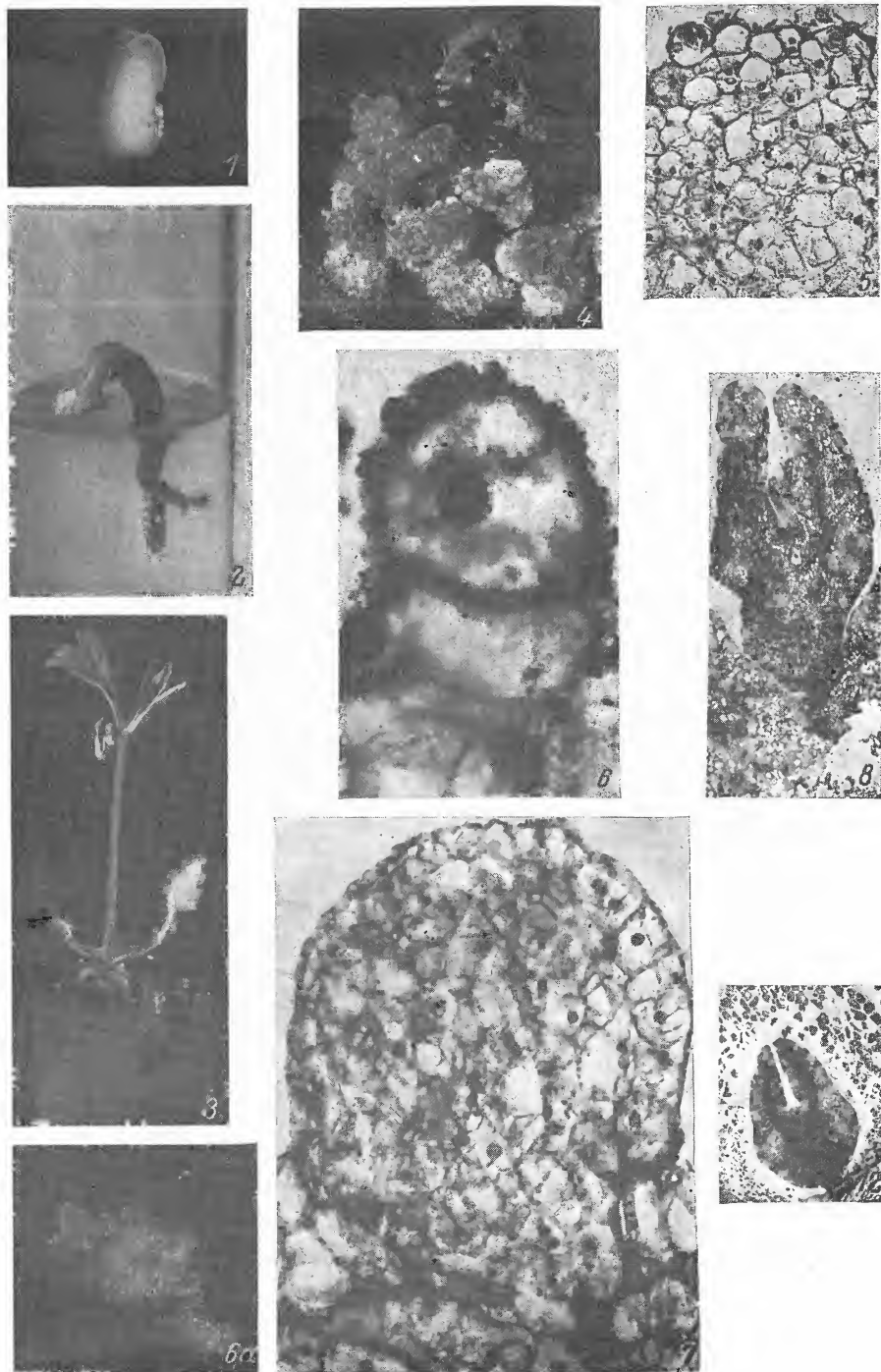


Рис. 3. Пути морфогенеза и его anomalies у *Paeonia anomala*.

I — эмбриогенез в культуре *in vitro*: 1 — стадия изоляции зародыша; 2, 3 — проростки, полученные из зародыша в культуре *in vitro*; 4 — исходный каллус, полученный из зародыша; 5 — гистология каллуса;

II — эмбриоидогенез *in vitro*: 6 — двухклеточный эмбриоид; 7 — многоклеточный эмбриоид — видны эмбриодерма в его базальной части и первые признаки отделения его от каллуса; 8 — сформированный эмбриоид с двумя семядолями; 9, 10 — базальная часть сидячего эмбриоида на разных стадиях отделения его от каллуса; 11 — многоклеточный эмбриоид на ножке; 12 — сформированный двудольный зародыш, развивающийся в семяпочке *in vivo*;

III — органогенез в культуре *in vitro*: 13 — образование почки (геммогенез); 14 — образование корней (ризогенез); 15 — начало образования проростка (гемморизогенез); 16 — развитие почки *in vivo*;

IV (17—20) — гистогенез;

V — anomalies морфогенеза (21—27).

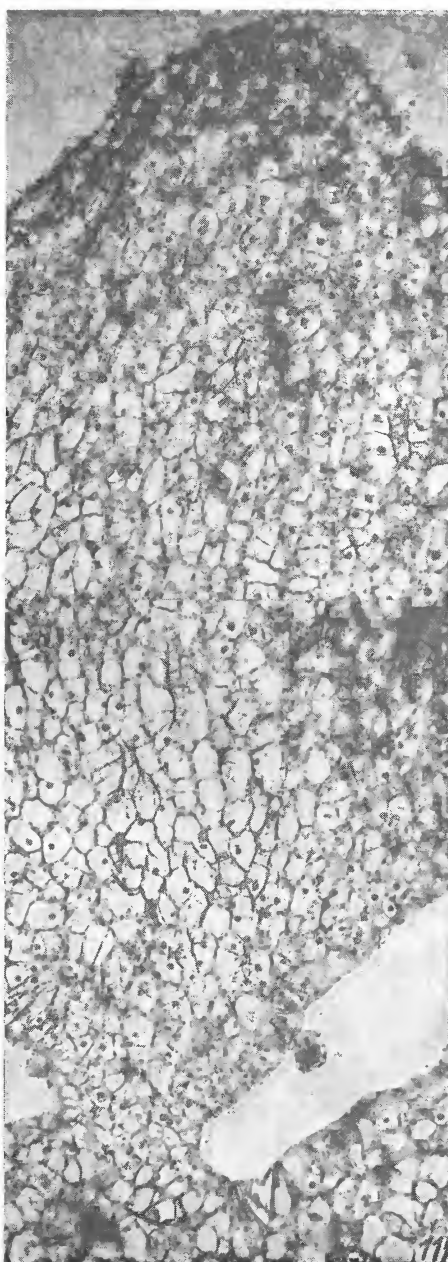


Рис. 3 (продолжение).

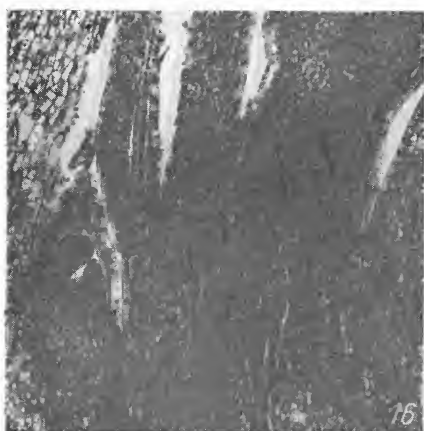
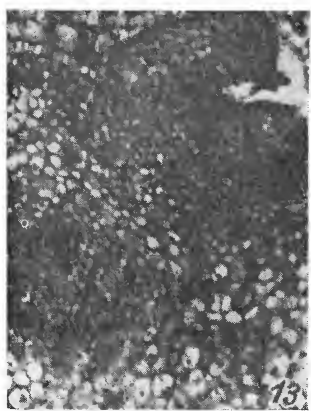


Рис. 3 (продолжение).

К с. 1541

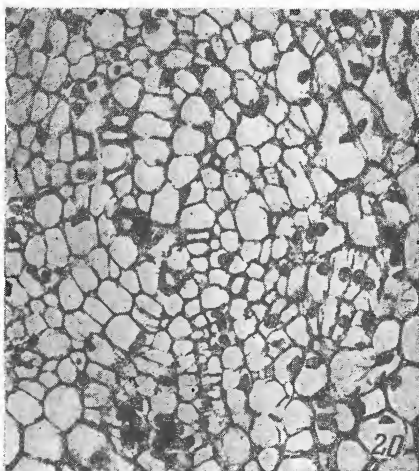
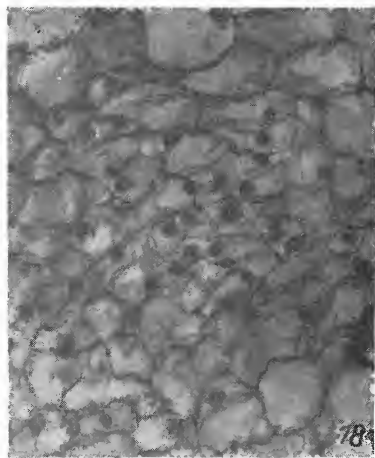
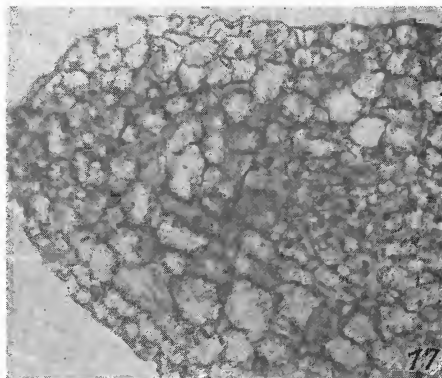


Рис. 3 (продолжение).

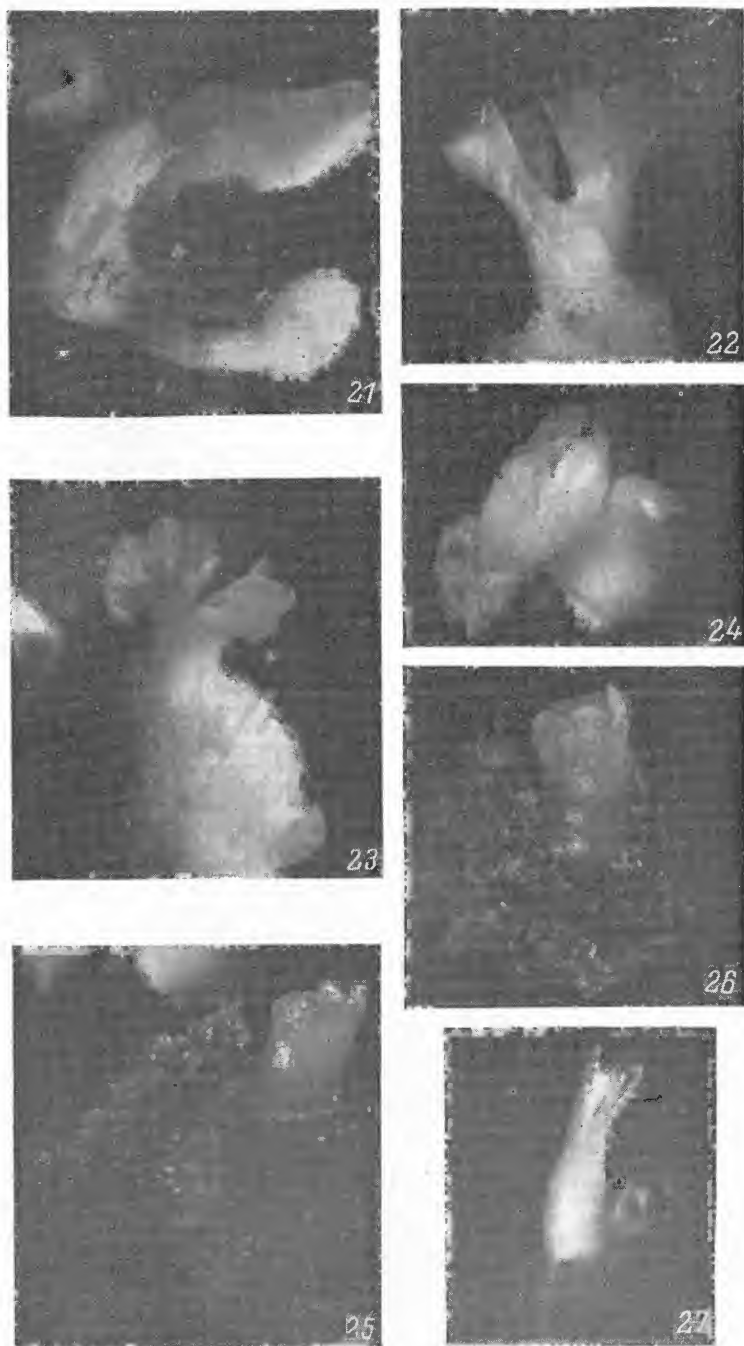


Рис. 3 (продолжение).

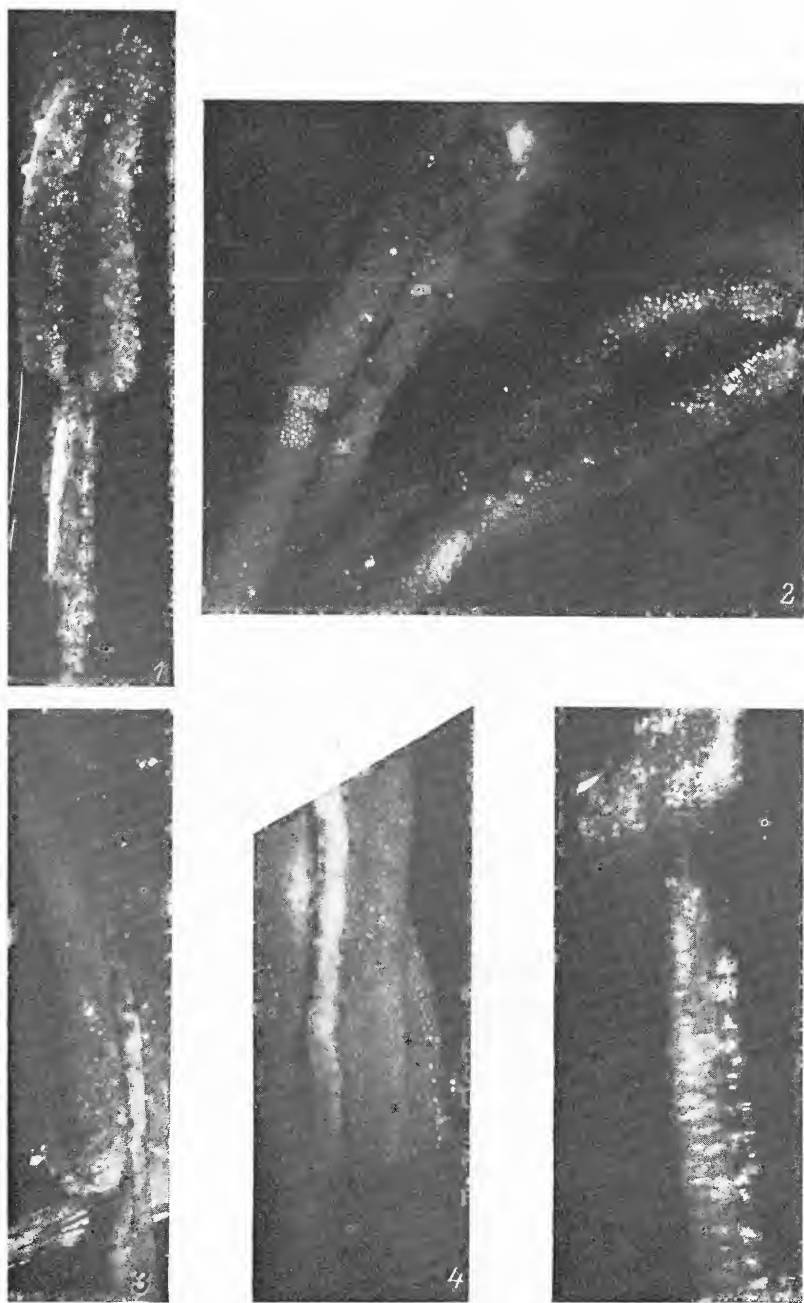


Рис. 4. Образование каллуса на различных частях тычинки *Paeonia anomala*.
1, 2 — начало каллусообразования («каплевидное») по всей тычинке; 3, 4 — каллус на связнике;
5 — каллус на тычиночной нити.

November, 1981

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE USSR

C O N T E N T S

	Page
S. A. Dyrenkov. The taiga of Alaska and its investigation	1521
T. B. Batygina, R. G. Butenko. Morphogenetic potencies of the embryo of Angiosperms with a reference to the representatives of the genus <i>Paeonia</i> (<i>Paeoniaceae</i>)	1531
Yu. P. Kozhevnikov. A contribution to the taxonomy, biology, and ecology of the <i>Fabaceae</i> representatives from the south-east of the Byrranga Mts. (Taimyr). I	1549
T. I. Vasilchenko. The coenopopulations of <i>Daphne cneorum</i> (<i>Thymelaeaceae</i>) under conditions of pasture and reservation regimes	1561
G. G. Pavlova. The use of the ecologo-phytocoenotical characters in classification of drought meadows with <i>Dactylis glomerata</i>	1570
N. S. Probatova, A. P. Sokolovskaya. Chromosome numbers of some aquatic and bank plant species of the flora in the Amur River basin in connection with the peculiarities of its formation	1584
COMMUNICATIONS	1595
V. M. Eremin. The anatomy of bark in the species of the genus <i>Larix</i> (<i>Pinaceae</i>) from the Soviet Union. (1595). — V. B. Kasinov. The influence of the premature removal of the individuals upon the lifetime of the maternal individual <i>Lemna minor</i> (<i>Lemnaceae</i>). (1606). — G. Yu. Konechnaya. The genus <i>Senecio</i> (<i>Asteraceae</i>) in the european part of the USSR. II. The system of the genus. (1613). — N. I. Nepomiluyeva. Conservation of boreal coniferous forest landscapes in the North-East of the Europe. (1616). — T. G. Tamberg. South-african species <i>Gladiolus carneus</i> (<i>Iridaceae</i>) in Leningrad. (1623). — T. A. Retina, M. G. Pimenov. The least chromosome number of <i>Zosima korovinii</i> in the family <i>Umbelliferae</i> . (1626). — M. N. Tikhonova. A contribution to the terminology, concerning the specialized thickened shoots of the orchids. (1628).	
NEW TAXA	1631
S. S. Kharkevitch. <i>Anemone tamarae</i> (<i>Ranunculaceae</i>) — a new species from the north of Khabarovsk Region. (1631). — I. G. Levichev. The new species of the genus <i>Gagea</i> (<i>Liliaceae</i>) from the Western Tian-Shan. (1635).	
PROTECTION OF THE PLANT WORLD	1646
T. A. Paribok, G. D. Leina, N. A. Sazykina, V. N. Toporsky, T. I. Nikolaeva, T. B. Djakova. Lead accumulation by urban plants. (1646).	
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	1655
F. Ya. Levina. I. V. <i>Larin</i> , academician of VASHNIL. Selected works. 1978. (1655). — B. M. Mirkin. V. A. <i>Zajkova</i> . Dynamics of the meadow communities. (1659).	
CHRONICLE	1664
I. G. Korneva, S. S. Kharkevich, L. N. Egorova. The VI-th session of the Far-eastern regional scientific board on the problem «Biological bases of the rational use, transformation and protection of the plant world» (30 IX—5 X 1980, Yuzhno-Sakhalinsk). (1664). — N. D. Agapova, K. B. Arkharova. A handbook «Chromosome numbers of the species of flowering plants of the USSR flora». (1671).	

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
С. А. Дыренков. Тайга Аляски и ее исследование	1521
Т. Б. Батыгина, Р. Г. Бутенко. Морфогенетические потенции зародыша покрыто- семянных растений (на примере представителей рода <i>Raonia</i> сем. <i>Raoniaceae</i>)	1531
Ю. П. Кожевников. К систематике, биологии и экологии представителей бобо- вых (<i>Rabaseae</i>) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр). I	1549
Т. И. Васильченко. Ценопопуляции <i>Daphne stegom</i> (<i>Thymelaeaceae</i>) в усло- виях пастбищного и заповедного режимов	1561
Г. Г. Павлова. Применение эколого-фитоценологических признаков при класси- фикации ежовых суходольных лугов	1570
Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская. Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями ее формирования	1584
СООБЩЕНИЯ	1595
В. М. Еремин. Анатомия коры видов рода <i>Larix</i> (<i>Pinaceae</i>) Советского Союза. (1595). — В. Б. Касинов. Влияние преждевременного удаления дочер- них особей на продолжительность жизни материнской особи <i>Lemna mi- nor</i> (<i>Lemnaceae</i>). (1606). — Г. Ю. Конечная. Род <i>Senecio</i> (<i>Asteraceae</i>) в европейской части СССР. II. Система рода. (1613). — Н. И. Непоми- луева. О сохранении таежных ландшафтов на европейском Северо-Востоке. (1616). — Т. Г. Тамберг. Южноафриканский вид <i>Gladiolus carneus</i> (<i>Iri- daceae</i>) в условиях Ленинграда. (1623). — Т. А. Ретина, М. Г. Пименов. <i>Zosima korovinii</i> — вид с наименьшим числом хромосом в семействе <i>Umbelliferae</i> . (1626). — М. Н. Тихонова. К вопросу о терминологии, касающейся специализированных утолщенных побегов орхидей. (1628).	
НОВЫЕ ТАКСОНЫ	1631
С. С. Харкевич. <i>Anemone tatarica</i> (<i>Ranunculaceae</i>) — новый вид с севера Хаба- ровского края. (1631). — И. Г. Левичев. Новые виды рода <i>Gagea</i> (<i>Li- liaceae</i>) из Западного Тянь-Шаня. (1635).	
ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА	1646
Т. А. Парибок, Г. Д. Леина, Н. А. Сазыкина, В. Н. Топорский, Т. И. Нико- лаева, Т. Б. Дьякова. Накопление свинца в городских растениях. (1646).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	1655
Ф. Я. Левина. И. В. Ларин, академик ВАСХНИЛ. Избранные труды. 1978. (1655). — Б. М. Миркин. В. А. Зайкова. Динамика луговых сообществ. 1980. (1659).	
ХРОНИКА	1664
И. Г. Корнева, С. С. Харкевич, Л. Н. Егорова. VI сессия Дальневосточного регионального научного Совета по проблеме «Биологические основы ра- ционального использования, преобразования и охраны растительного мира» (30 IX—5 X 1980, Южно-Сахалинск). (1664). — Н. Д. Агапова, К. Б. Архарова. Справочник «Хромосомные числа видов цветковых расте- ний флоры СССР». (1671).	